新世纪高职高专教改项目成果教材

Xinshiji Gaozhi Gaozhuan Jiaogai Xiangmu Chengguo Jiaocai

植物生长与环境

邹良栋　主　编

吕冬霞　副主编

高等教育出版社

内容提要

本书是新世纪高职高专教改项目成果教材。

本书按照职业教育教学改革的要求，以为专业服务和“够用”为原则，将植物学、植物生理学、土壤学、肥料学和农业气象学五门课内容充分整合，重新形成新的结构体系。

本书分三篇十三章。第一篇讲述植物生长发育的物质基础，包括植物细胞、植物组织和器官、光合作用、呼吸作用、植物体内有机物的代谢与运输。第二篇讲述植物生长与环境调控，包括植物生长与土壤环境、水分、温度、养分、气候环境的关系，以及植物的环境胁迫生理。第三篇讲述植物的生长发育和繁殖，包括植物的生长发育，植物的生殖、衰老和脱落。

本书可供高职高专农业种植类各专业学生使用，也可供五年制高职教育、成人教育学生使用。

图书在版编目（CIP）数据

植物生长与环境/邹良栋主编．—北京：高等教育出版社，2004.11
ISBN 7-04-015764-0

Ⅰ.植… Ⅱ.邹… Ⅲ.植物生长-高等学校：技术学校-教材 Ⅳ.Q945.3

中国版本图书馆CIP数据核字（2004）第104402号

策划编辑 梁 琦 责任编辑 应丽贞 封面设计 王 雎 责任绘图 朱 静
版式设计 王 莹 责任校对 杨凤玲 责任印制

出版发行 高等教育出版社
社 址 北京市西城区德外大街4号
邮政编码 100011
总 机 010-58581000

购书热线 010-64054588
免费咨询 800-810-0598
网 址 http://www.hep.edu.cn
http://www.hep.com.cn

经 销 新华书店北京发行所
印 刷

开 本 787×1092 1/16
印 张 19.25
字 数 470 000

版 次 年 月第1版
印 次 年 月第 次印刷
定 价 24.20元

本书如有缺页、倒页、脱页等质量问题，请到所购图书销售部门联系调换。

版权所有 侵权必究

物料号：15764-00

出 版 说 明

为认真贯彻《中共中央国务院关于深化教育改革全面推进素质教育的决定》和《面向21世纪教育振兴行动计划》，研究高职高专教育跨世纪发展战略和改革措施，整体推进高职高专教学改革，教育部决定组织实施《新世纪高职高专教育人才培养模式和教学内容体系改革与建设项目计划》（教高[2000]3号，以下简称《计划》）。《计划》的目标是："经过五年的努力，初步形成适应社会主义现代化建设需要的具有中国特色的高职高专教育人才培养模式和教学内容体系。"《计划》的研究项目涉及高职高专教育的地位、作用、性质、培养目标、培养模式、教学内容与课程体系、教学方法与手段、教学管理等诸多方面，重点是人才培养模式的改革和教学内容体系的改革，先导是教育思想的改革和教育观念的转变。与此同时，为了贯彻落实《教育部关于加强高职高专教育人才培养工作的意见》（教高[2000]2号）的精神，教育部高等教育司决定从2000年起，在全国各省市的高等职业学校、高等专科学校、成人高等学校以及本科院校的职业技术学院（以下简称高职高专院校）中广泛开展专业教学改革试点工作，目标是：在全国高职高专院校中，遴选若干专业点，进行以提高人才培养质量为目的、人才培养模式改革与创新为主题的专业教学改革试点，经过几年的努力，力争在全国建成一批特色鲜明、在国内同类教育中具有带头作用的示范专业，推动高职高专教育的改革与发展。

教育部《计划》和专业试点等新世纪高职高专教改项目工作开展以来，各有关高职高专院校投入了大量的人力、物力和财力，在高职高专教育人才培养目标、人才培养模式以及专业设置、课程改革等方面做了大量的研究、探索和实践，取得了不少成果。为使这些教改项目成果能够得以固化并更好地推广，从而总体上提高高职高专教育人才培养的质量，我们组织了有关高职高专院校进行了多次研讨，并从中遴选出了一些较为成熟的成果，组织编写了一批"新世纪高职高专教改项目成果"教材。这些教材结合教改项目成果，反映了最新的教学改革方向，很值得广大高职高专院校借鉴。

新世纪高职高专教改项目成果教材适用于高等职业学校、高等专科学校、成人高校及本科院校举办的二级职业技术学院、继续教育学院和民办高校使用。

高等教育出版社

2002年11月30日

前　言

植物生长与环境是农业种植类专业的一门专业基础课，主要任务是说明植物（作物）的生长基础、植物生长的基本原理和植物生长发育的基本过程、植物生长发育与环境条件（水分，肥料，土壤，空气和温度）的关系、如何通过生长环境的改变影响植物的生长发育进程，展示的是植物生长发育的一般规律。学习专业基础课的目的就是在遵循植物生长发育自然规律的前提下，通过环境条件（管理措施）的改变，影响植物（作物）的生长状态，让植物更好地为人类服务。

按照职业教育教学改革的要求，我们以植物学、植物生理学、土壤学、肥料学和农业气象学为基础，以为专业服务和“够用”为原则，结合专业课教学内容，将原学科体系的五门课内容进行充分整合，删繁就简，重新形成新的结构体系，编写新种植类专业基础课教材《植物生长与环境》。

内容选择上采取倒推法，根据各专业课的内容特点和要求确定专业基础课的内容，基础课的基础理论为专业课的基本原理和实用技术提供理论依据和生理基础；内容排序上基础课与专业课同时讲授，以生产季节为主线，基础课内容提前于专业课内容，与相应专业课内容相呼应；教学时间上由春到秋（三年制的第二、第三学期），在植物生长发育的一个生育周期内完成。《植物生长与环境》内容共分三部分：① 植物生长发育的物质基础，包括植物的结构特点和植物的生命活动规律。这部分内容是整个课程的基础知识，目的在于认识植物的种类，了解植物的结构特点，掌握植物生理习性，明确植物生长与人类生存的关系，利用植物更好地为人类服务。② 植物生长与环境调控，包括土壤环境、水分环境、温度环境、养分环境和气候环境。这部分内容是全篇课程的重点，哪些环境条件影响植物的生长发育，这些环境条件是如何影响植物的生长发育的，如何通过人为的手段改变环境从而控制植物的生长发育，让植物按照人类的要求去生长发育，为人类提供衣食住行等生存物资。结合作物栽培和病虫害防治等专业课程内容，寻找连接点，专业课与基础课连成一体。③ 植物生长发育的基本规律，包括植物的生长、发育、生殖和衰老。这部分内容是全书的概括与总结，了解植物生长发育的全过程的各个阶段与环节及其时间顺序，综合考虑植物生长发育的内外影响因子，与农业生产实际和农业栽培管理相吻合。

全书共分三篇十三章。第一篇是植物生长发育的物质基础，包括植物细胞、植物组织和器官、植物的光合作用、植物的呼吸作用和植物体内有机物的代谢与运输五章内容。第二篇是植物生长与环境调控，包括植物生长与土壤环境、植物生长与水分、植物生长与温度、植物生长与养分、植物生长与农业小气候和植物的环境生理六章内容。第三篇是植物的生长、发育与繁殖，包括植物的生长发育和植物的生殖、衰老、脱落两章内容。

本书参加编写的有：辽宁农业职业技术学院邹良栋（前言，概述，第一章，第七章，第八章，第十章，第十三章）、任旭喜（第六章）、雷恩春（第九章），黑龙江农业职业技术学院吕冬霞（第二章，第十二章）、上官少平（第三章，第四章，第五章），北京农学院谷建田（第十一章）。书稿完成后，经

主编邹良栋、副主编吕冬霞修改，由主编统一定稿。

书中的插图主要摘自农业植物与栽培生理（宋连启）、植物生产与环境（吴国宜）、植物与植物生理学（郑莉荔）、中国少年儿童百科全书（林崇德）、植物学（李扬汉）、植物生理生化（韩锦峰）、植物生理学（江苏农学院）、植物生理学（张宪政）、土壤学（山西农业大学）、土壤环境和植物营养施肥（徐秀华）、农业气象（北京农业大学）、生物（人民教育出版社生物室）、动植物之谜（生昌义）、植物世界奇观（马勋）和基础土壤学（熊顺贵）等书籍，在此表示感谢。

由于水平所限，加上时间仓促，漏误之处在所难免，恳请同行和专家批评指正。

《植物生长与环境》编写组

2004年7月17日

目　录

概　述 …… 1

第一篇　植物生长发育的物质基础

第一章　植物细胞 …… 7
第一节　植物细胞的基本结构 …… 7
1　细胞壁 …… 8
2　细胞膜 …… 8
3　细胞质 …… 9
4　细胞核 …… 9
5　植物细胞后含物 …… 10
第二节　植物细胞的化学组成 …… 10
1　蛋白质 …… 11
2　核酸 …… 14
3　脂质 …… 15
4　糖类 …… 16
5　原生质的胶体性质 …… 16
第三节　植物细胞的催化系统——酶 …… 17
1　酶及其特点 …… 18
2　酶的化学组成 …… 18
3　酶的命名与分类 …… 21
4　酶的作用特点 …… 21
5　酶的作用机制 …… 22
6　影响酶反应速度的因素 …… 23
7　同工酶 …… 25
第二章　植物组织和器官 …… 27
第一节　植物组织 …… 28
1　分生组织 …… 28
2　成熟组织 …… 28
3　维管系统 …… 30
第二节　植物的根 …… 32
1　根尖的分区 …… 32
2　根的结构 …… 32
3　根的变态 …… 34
第三节　植物的茎 …… 36
1　茎的形态 …… 36
2　芽及其类型 …… 36
3　茎的分枝 …… 37
4　茎的结构 …… 38
5　茎的变态 …… 39
第四节　植物的叶 …… 42
1　叶的形态 …… 42
2　叶的结构 …… 43
3　叶的变态 …… 44
第五节　植物的花、果实和种子 …… 46
1　植物的花 …… 46
2　植物的种子和果实 …… 47
第三章　光合作用 …… 51
第一节　太阳辐射与光 …… 52
1　太阳辐射 …… 52
2　太阳光谱 …… 52
第二节　光合色素 …… 54
1　叶绿体的基本结构 …… 54
2　光合色素 …… 55
3　影响叶绿素形成的环境因素 …… 55
第三节　光合作用的机制 …… 56
1　原初反应 …… 57
2　电子传递与光合磷酸化 …… 58
3　二氧化碳的同化 …… 60
4　光合作用的产物 …… 63
第四节　光合作用的影响因素及生产潜力 …… 64
1　影响光合作用的环境条件 …… 64
2　光能利用率不高的原因 …… 66
3　提高光能利用率的途径 …… 67
第四章　呼吸作用 …… 69
第一节　呼吸作用的意义及类型 …… 69

1 呼吸作用 …… 70
2 呼吸作用的生理意义 …… 70
3 呼吸作用的生理指标 …… 71
第二节 呼吸作用的生化过程 …… 72
1 有机物分解 …… 72
2 电子传递与氧化磷酸化 …… 75
第三节 呼吸作用的影响因素及调控应用 …… 76
1 影响呼吸作用的环境条件 …… 76
2 呼吸作用的调节 …… 77
3 调控呼吸在农业生产上的应用 …… 78
第五章 植物体内有机物的代谢与运输 … 82
第一节 植物体内有机物的代谢 …… 82
1 糖类的代谢 …… 83
2 脂肪的代谢 …… 85
3 核酸的代谢 …… 86
4 蛋白质的代谢 …… 87
第二节 植物体内有机物的运输 …… 89
1 植物体内有机物的运输系统 …… 90
2 植物体内同化物的运输机制 …… 90
3 植物体内同化物的分配 …… 91

第二篇 植物生长与环境调控

第六章 植物生长与土壤环境 …… 95
第一节 土壤的固相组成 …… 95
1 土壤矿物质 …… 96
2 土壤有机质 …… 99
3 土壤微生物 …… 102
第二节 土壤的基本理化性质 …… 104
1 土壤孔性 …… 104
2 土壤结构性 …… 108
3 土壤耕性 …… 113
4 土壤吸收性能 …… 115
5 土壤的酸碱性 …… 119
第三节 土壤环境的调控 …… 124
1 土壤培肥 …… 124
2 中低产田土壤的改良 …… 126
第七章 植物生长与水分 …… 131
第一节 水分在植物生命活动中的作用 …… 132
1 植物含水量 …… 132
2 植物体内水分的存在状态 …… 132
3 水的生理作用 …… 132
第二节 植物对水分的吸收 …… 133
1 植物的吸水器官 …… 134
2 植物吸水的原理 …… 134
3 影响根系吸水的条件 …… 136
第三节 水分的散失——蒸腾作用 …… 137
1 蒸腾作用 …… 137
2 小孔扩散 …… 137
3 气孔运动的机制 …… 138
4 影响蒸腾作用的因素 …… 138
5 水分的传导 …… 139
第四节 土壤水分 …… 140
1 土壤水的类型 …… 140
2 土壤含水量的表示方法及其有效性 …… 143
3 土壤水的能态 …… 145
4 土壤水分的运动 …… 146
5 土壤水分的调节 …… 147
第五节 大气中的水分 …… 149
1 空气湿度 …… 149
2 水分蒸发 …… 150
3 水汽凝结与降水 …… 150
4 水分与植物 …… 153
第八章 植物生长与温度 …… 156
第一节 土壤空气与温度 …… 156
1 土壤空气 …… 157
2 土壤热量状况 …… 158
第二节 空气温度 …… 160
1 空气温度状况 …… 161
2 植物生长对温度的要求——积温 …… 161
3 温度条件与农业生产 …… 163
第九章 植物生长与养分 …… 166
第一节 植物生长与营养 …… 166
1 植物体内的化学元素 …… 167
2 植物生长必需营养元素 …… 167
3 植物营养元素的生理作用 …… 168
第二节 植物对养分的吸收 …… 169
1 根对养分的吸收 …… 170
2 叶片对养分的吸收 …… 172
3 营养元素间的相互关系 …… 173
4 影响植物吸收养分的环境条件 …… 174

5　作物各生长期的营养特性 …… 175
第三节　土壤养分 …… 177
1　土壤中的氮 …… 177
2　土壤中的磷 …… 179
3　土壤中的钾 …… 180
第四节　化学肥料 …… 182
1　氮肥 …… 182
2　磷肥 …… 185
3　钾肥 …… 188
4　微量元素肥料 …… 190
5　复合肥料 …… 196
第五节　有机肥和生物肥 …… 198
1　粪尿肥 …… 199
2　堆肥 …… 203
3　沤肥 …… 205
4　沼气肥 …… 205
5　秸秆还田 …… 207
6　绿肥 …… 207
7　生物菌肥 …… 209
第六节　作物施肥 …… 210
1　施肥原理 …… 210
2　施用方法 …… 212
3　配方施肥 …… 214
第十章　植物生长与气候环境 …… 222
第一节　大气与风 …… 223
1　大气压力 …… 223
2　风的形成和变化 …… 223
3　大气环流与地方性风 …… 225
4　风与农业生产 …… 227
第二节　天气与气候 …… 228
1　主要天气系统及天气特征 …… 228
2　农业灾害天气 …… 231
第三节　农业小气候 …… 233
1　二十四节气 …… 234
2　农田小气候 …… 236
第十一章　植物的环境胁迫生理 …… 239
第一节　植物的环境胁迫生理概述 …… 239
1　环境胁迫与植物的相互关系 …… 240
2　植物抵抗环境胁迫的生理基础 …… 241
第二节　温度胁迫生理 …… 243
1　低温胁迫生理 …… 244
2　高温胁迫生理 …… 246
第三节　水分胁迫生理 …… 248
1　水分亏缺生理 …… 248
2　水分过剩生理 …… 250
第四节　盐碱胁迫生理 …… 251
1　植物盐害的机制 …… 251
2　植物抗盐性的生理基础 …… 252
3　提高植物抗盐性的措施 …… 252
第五节　生物胁迫生理 …… 253
1　植物病害与抗病生理 …… 253
2　植物虫害与抗虫生理 …… 254
第六节　环境污染生理 …… 255
1　环境污染胁迫对植物的影响 …… 256
2　植物对环境污染的反应 …… 257
3　利用植物修复环境污染 …… 257
4　施肥、环境与农产品品质 …… 257

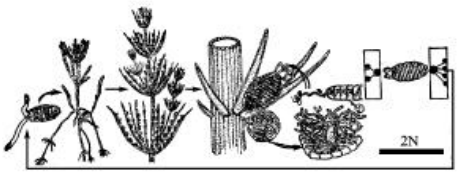
第三篇　植物的生长发育和繁殖

第十二章　植物的生长发育 …… 265
第一节　植物的生长物质 …… 265
1　植物激素 …… 266
2　植物生长调节剂 …… 267
第二节　种子生理 …… 270
1　种子的休眠 …… 270
2　种子的萌发 …… 271
第三节　植物的生长与分化 …… 274
1　植物生长的一般规律 …… 274
2　植物生长的影响因素 …… 276
第十三章　植物的生殖、衰老和脱落 …… 279
第一节　植物的成花生理 …… 280
1　春化作用 …… 280
2　光周期现象 …… 280
3　植物体内营养状况对开花的影响——碳氮比学说 …… 283
4　影响花器官性别分化的因素 …… 283
5　春化作用和光周期现象在农业生产中的应用 …… 283
第二节　植物的生殖生理 …… 285

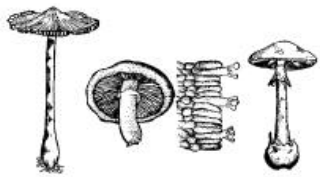
1 开花与传粉 …… 286
2 受精作用 …… 287
3 种子与果实的形成 …… 288
第三节 植物的衰老与脱落 …… 292
1 植物的衰老 …… 292
2 植物的脱落 …… 293
主要参考文献 …… 297

概　述

自然界植物的种类据不完全统计有 50 多万种。这些植物的形态、结构、生活习性以及对环境的适应性各不相同，不同的环境生长着不同的植物。根据它们的结构特点和生活习性，可将植



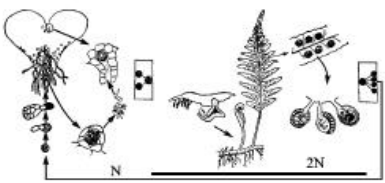
藻类植物



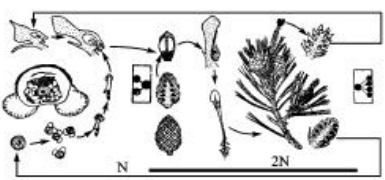
菌类植物

地衣植物

苔藓植物



蕨类植物



裸子植物

被子植物

图 0-1

物分为藻类植物、菌类植物、地衣植物、苔藓植物、蕨类植物、裸子植物和被子植物七大类（图 0-1），这些植物的生长环境不同、生理特点不同，其中被子植物是进化程度最高、结构最复杂、适应性最强的植物。当今地球上生长的大部分植物包括我们种植的农作物、蔬菜、果树和花卉，如：玉米、水稻、西红柿、辣椒、葡萄、苹果、串红和万寿菊等都是被子植物。

很多植物体内含有叶绿素，能够进行光合作用，称绿色植物，体内不含有叶绿素的称非绿色植物。自然环境中，按照春、夏、秋、冬的时间顺序，植物种子从萌发、幼苗形成、植株成熟、开花、传粉、受精、合子发育到新种子形成，完成一个生活史。自然环境中，植物的生长发育具有一定的规律性，受肥、水、气、热和土等环境因子的影响。农业生产上对不同作物采取的各项生产措施，都是以该种植物的生长发育规律为基础，通过对植物生长环境的改变而起作用的。保护地设施人为地提供了一个作物生长最适宜的环境，与设施外的自然条件不相关联，因而摆脱了季节的影响，作物生产有了自主权，这是人类战胜大自然的又一壮举。作物栽培的本质就是在自然和保护地设施内，针对不同作物的特点和生长发育规律，为各种作物生长发育提供最好的环境条件，保证作物按照人类的要求去生长。

对人类生活有价值的野生植物经过栽培、驯化，就成了我们今天种植的粮食作物、蔬菜、果树、花卉和食用菌等。植物已经渗入到人类的衣、食、住、行等各个领域。农作物直接给我们提供粮食、蔬菜和水果，房屋建筑离不开木材，煤和石油是几千万年前的植物形成的，是人类生存不能缺少的能源。植物是人类的朋友，也是人类生存不能缺少的物质来源。在我们的教学基地，我们的校园，我们的教室、办公室、宿舍，植物为我们的学习、生活提供了一个优美的环境和场所。

学习本门课程的目的在于学习植物生长发育的一般规律，掌握影响植物生长发育的内（植物本身）外（环境）因素及植物生长发育对环境条件的要求，依据植物的生长发育特点，为植物提供最好的生活环境，让植物按着我们的目的要求更好地生长，从而让植物更好地为人类服务。如何为植物提供更好的生活环境，是我们以后要学到的各类作物栽培、育种及病虫害防治等课程的主要内容。植物生长与环境是一门专业基础课，为学习专业课提供理论依据和基础，它向我们展示的是植物生长发育的一般规律。

植物也会“说话”

自然界中，植物总是默默无闻地生活着，不论外界环境如何变化，它们都在无声地忍耐着，实际上，植物体内部无时无刻不在发生着剧烈的变化。20 世纪 70 年代，澳大利亚科学家发现，植物遭受严重干旱时，会发出“喀、喀”的声响，进一步的研究发现，声音是由微小的“输水管震动”产生的。1980 年，美国科学家金斯勒在一个干旱的峡谷里装上遥感装置，用来监听植物生长时发出的电信号。结果发现，植物进行光合作用将养分转换成生长的原料时，就会发出一种信号，他们怀疑这些电信号就是“植物语言”。1983 年，美国的两位科学家在研究受到害虫袭击的树木时发现，植物会在空中传播化学物质，对周围邻近的树木传递警告信息，他们认为能代表植物“语言”的也许不是声音或电信号，而是特殊的化学物质。

美国科学家罗德和日本科学家岩尾宪三，为了能更彻底地了解植物发出声音的奥秘，特意设计出一台别具一格的“植物活性翻译机”。这种机器只要接上放大器和合成器，就能够直接听到植物的声音。根据罗德和岩尾宪三的研究，植物的“语言”很奇妙，它们的声音

常常伴随周围环境的变化而变化。有些植物，在黑暗中突然受强光照射时，能发出类似惊讶的声音；当植物遇到当天刮风或缺水时，就会发出低沉、可怕和混乱的声音，仿佛表明它们正在忍受某些痛苦。有的植物发出的声音好像口笛在悲鸣，有些却似病人临终前发出的喘息声，而且还有一些原来叫声难听的植物，当受到适宜的阳光照射或被浇过水以后，声音竟会变得较为动听。但还有许多科学家不承认有“植物语言”的存在，植物究竟有没有“语言”，看来只有等待今后的进一步研究才能作出答案。

第一篇　植物生长发育的物质基础

地球上的植物种类繁多，形态、结构、颜色和生活习性各不相同，但它们都具备相同的结构组成——细胞，大都具备相同的光合作用、呼吸作用等生命活动规律。细胞是植物体生长发育的结构基础，植物体内所有的生理活动都是以细胞为单位完成的，植物的生理活动是通过原生质来完成的，原生质是植物生长发育的物质基础。

第一章　植物细胞

目的要求：了解植物细胞的基本结构特点和原生质的基本组成，从个体水平上认识细胞的结构特点。学习植物细胞的化学组成特别是蛋白质的结构特征，从分子水平上认识细胞的物质组成特征。学习酶的组成、分类特点、酶促反应的影响因素和作用规律，从生理的角度掌握植物生长发育的物质基础。

学习要点：植物细胞的基本结构，原生质的化学组成与胶体性质，氨基酸和蛋白质的结构与生理特性，核酸的结构与功能，酶的特点、酶的组成、酶的活性中心、酶的种类，辅酶和辅基，酶促反应及影响因子。

技能培训：酶活性测定（详见实验实训指导）。

第一节　植物细胞的基本结构

细胞是生物体形态结构和生命活动的基本单位。对植物来说，从种子萌发到开花结实、形成下一代的种子，植物的生长、发育和繁殖，归根到底都是细胞不断地进行生命活动的结果。不同的植物，同一植物的不同器官，同一器官的不同部位的细胞，其形状、大小各不相同（图 1-1），但它们都有相同的基本结构。植物细胞的基本结构包括细胞壁、细胞膜、细胞质和细胞核四部分，细胞质中分散有叶绿体、线粒体和内质网等细胞器。构成植物细胞的生命物质是原生质，主要由水分、蛋白质、核酸、脂质、糖类和无机盐等物质组成。在细胞中，原生质是以特定的细胞结构（细胞质、细胞膜、细胞核）的形式存在的，故此，原生质也称原生质体。

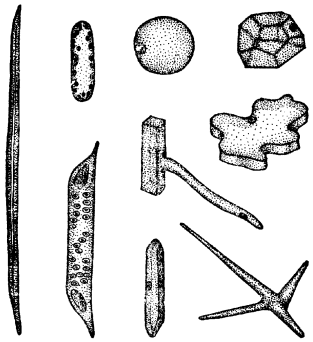


图 1-1　植物细胞形状

原生质是植物细胞内的生命物质，细胞的一切代谢活动都在这里进行。因此，植物细胞的基本结构也可概述为细胞壁和原生质两大部分。

1 细胞壁

细胞壁存在于细胞的最外方，是植物细胞区别于动物细胞的显著特征之一。细胞壁是具有一定硬度和弹性的固体结构，起着保护和支持细胞的作用，并在很大程度上决定了细胞的形态和功能。细胞壁限制细胞内部原生质由于液泡活动而膨胀所产生的压力，从而使细胞保持一定的形状 细胞壁保护原生质免受外界不利因素的影响。细胞壁和植物组织的吸收、蒸腾、运输和分泌等生理活动有很大关系。对于多细胞植物，细胞壁对各个器官也有支持作用，特别是那些特化为机械组织的细胞的细胞壁。

细胞壁是原生质生命活动中所形成的多种壁物质加在质膜外方所构成的。由于这些壁物质种类、数量、比例以及物理组成上的差异，使细胞壁具有成层现象。以细胞为中心由外向内依次为胞间层、初生壁和次生壁（图 1-2）。胞间层亦称中层，主要成分是果胶质，胞间层的存在使相邻的细胞粘连在一起。细胞壁的主要成分是纤维素，它构成了细胞壁的骨架，其他物质如蛋白质、脂质等填充其间，共同组成细胞壁的结构。纤维素分子间有一定的缝隙，使细胞壁内具有一定的空间，称自由空间或细胞间隙。细胞壁上存在有直径 40～50 nm 的小管道，相邻细胞的原生质通过小管道相互连接，这种连接相邻细胞的原生质细丝叫做胞间连丝（图 1-3）。胞间连丝在细胞间起着物质运输、传递刺激及控制细胞分化的作用。通过胞间连丝，使整个植物体的原生质连成一个整体，称为共质体。不同细胞的细胞壁亦联成一体，称质外体。

> 动脑筋
> 果实成熟时，果肉由硬变软，为什么？

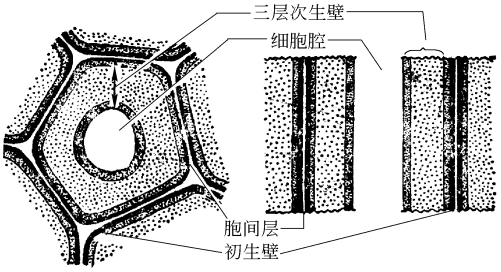


图 1-2　植物细胞壁分层

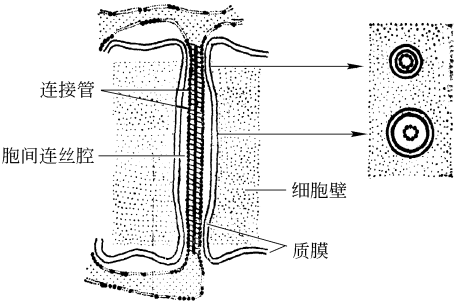


图 1-3　植物细胞胞间连丝

2 细胞膜

细胞膜亦称质膜，是细胞质外方与细胞壁紧密相接的一层薄膜，厚约 7.5～10 nm，只有在显微镜下才能看清楚。细胞膜主要由蛋白质（40%，指质量分数，下同）和脂质（50%），另外还含有少量的糖类物质（2%～10%）组成。在电子显微镜下看到的细胞膜是由两层染色较深的暗层中

间夹着一层染色较浅的亮层组成，这样的结构称单位膜。叶绿体、线粒体和内质网等细胞器都是由单位膜包围而成的。

关于单位膜的结构细节是现代生物学研究的一个活跃领域，目前较广泛接受的是“流体镶嵌模型”（图 1-4）。按照这一假说，单位膜是由两层脂质物质和蛋白质相互嵌合、其间分布着糖类物质共同形成的，中间的亮层为脂质双分子层的疏水尾部，暗层是脂质分子的亲水头部，蛋白质分子附着、嵌入甚至贯穿于整个脂质双分子层中，膜的结构是动态的、易变的，且具有流动性。

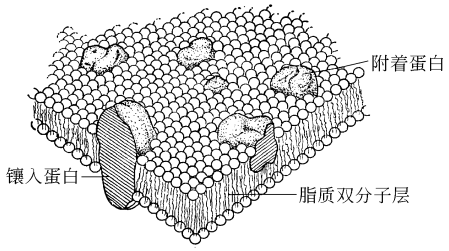


图 1-4　细胞膜的流动镶嵌模式图

细胞膜具有多种生理机能，它对细胞起着屏障作用，维持稳定的细胞内环境；它能控制细胞的内外物质交换，有选择地吸收营养物质或排出废物；细胞膜能向细胞内形成凹陷，吞食细胞外围的液体和固体小颗粒；细胞膜参与胞内物质向细胞外的分泌过程；细胞膜能接受外界的刺激和信号，引起细胞内代谢和功能的变化，调节细胞的生命活动；此外，细胞膜还参与细胞的相互识别过程。

3　细胞质

细胞质是质膜以内、细胞核以外的原生质区域。细胞质可分为胞基质和细胞器两大部分。胞基质是无色透明的胶体物质，细胞器悬浮于胞基质当中，为胞基质提供支持结构。胞基质能为维持细胞器的实体完整性提供所需要的环境，供给细胞器行使功能所必须的物质，胞基质本身还进行着某些生化反应。细胞器主要有叶绿体、线粒体、内质网、高尔基体、核糖体、溶酶体、圆球体、微体和液泡等，它们都是由单位膜围合而成的。

4　细胞核

细胞核是细胞的核心结构，它控制着蛋白质的合成和细胞的生长发育。通常每个细胞都有一个细胞核，在幼小细胞里，细胞核位于细胞的中央，而在成熟的细胞中，由于液泡的形成，细胞核常位于细胞外围薄层的细胞质中。细胞核呈圆球形，直径约 80～220 nm，由核膜、核质和核仁三部分构成。核膜由两层单位膜包围而成，外膜通过内质网与细胞质相沟通，两层膜在一定间隔愈合形成核孔（图 1-5），核膜表面附着核糖体，核糖体是细胞内合成蛋白质的主要场所，由核糖体 RNA（核糖体核糖核酸）和特殊的蛋白质组成。大多数细胞的核内有一到几个核仁，核仁的主要成分是浓缩的染色质，主要功能是进行 rRNA（核糖体核糖核酸）的合成（图 1-6）。核仁以外，核膜以内的物质称为核质，核质的主要成分是 DNA（脱氧核糖核酸），DNA 与组蛋白结合形成核小体（图 1-

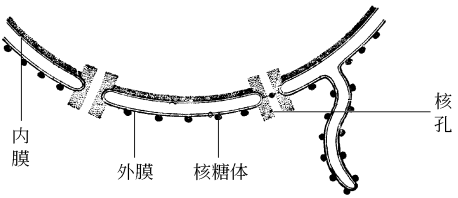


图 1-5　细胞核核膜结构

7)，呈细长纤丝状，散布于核液中，细胞有丝分裂时纤丝高度螺旋缠绕形成染色体。核质 DNA 通过转录合成 mRNA (信使核糖核酸) 和 tRNA (转运核糖核酸)，通过核孔进入细胞质。以 mRNA 为模板，tRNA 转运氨基酸，在核糖体上合成蛋白质 (包括酶)，一种酶控制一种特定的生理活动，以此影响细胞的生长、发育和遗传。因此，细胞核被称为“细胞的控制中心”。

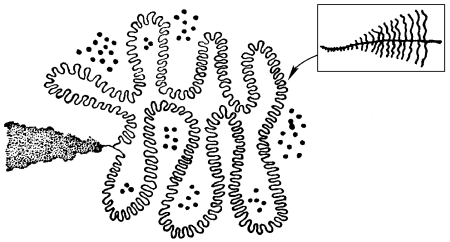


图 1-6　细胞核核仁结构

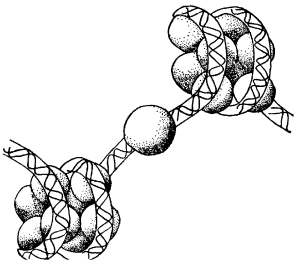


图 1-7　细胞核核质结构

5 植物细胞后含物

植物细胞在生长、分化和成熟过程中，由于新陈代谢活动所产生的代谢中间产物、废物等统称为后含物。后含物在细胞结构上属于非原生质的物质，有的存在于细胞器中，有的分散于细胞质内。后含物中主要是贮藏物质，如蛋白质、淀粉、脂肪 (油) 和晶体等。

动脑筋
植物细胞后含物对人类的生存有什么意义？

复习思考题

1　简要说明细胞膜的主要生理机能。
2　原生质与原生质体有什么区别？
3　画图说明胞间连丝的结构特点。
4　共质体和质外体是如何划分的？二者的根本区别在哪里？
5　画图表明叶绿体和线粒体的结构与功能。

第二节　植物细胞的化学组成

植物细胞是由细胞壁和原生质两部分构成。细胞壁的主要成分是纤维素、果胶质和半纤维素，有的细胞壁中还含有木质素、角质和木栓质等。构成植物细胞的生活物质是原生质，在细胞的生命活动过程中，原生质有着极其复杂而又不断更新

的化学组成。在不同种类以及不同发育时期的细胞中，原生质的化学组成也不相同。但它们都有着相似的基本组成成分，即：水、蛋白质、核酸、脂质、糖类和无机盐。

水分是原生质的主要组成成分之一，一般约占原生质组成的 80%以上，干燥种子的含水量亦不少于 10%。关于水分的生理知识，将在“植物生长与水分”一章中详细介绍。

蛋白质

蛋白质是原生质中最丰富的有机物质，占原生质干物质重量的 50%以上，是生命最重要的物质基础。蛋白质主要由碳（C）、氢（H）、氧（O）、氮（N）和硫（S）5 种化学元素组成，分别占蛋白质构成的 50%、7%、23%、16%和 3%。蛋白质的相对分子质量很大，一般在10000以上，最大的可达 1000000。

1-1　组成蛋白质的基本单位——氨基酸

氨基酸是组成蛋白质分子的基本结构单位，氨基酸分子都具有氨基（$-NH_3^+$）和羧基（$-COO^-$）的基本结构。各种生物体内的蛋白质主要由 20 种氨基酸组成，各种氨基酸的区别就在于 R 基团的不同。

$$R-\underset{\displaystyle NH_3^+}{\overset{\displaystyle H}{C}}-COO^-$$

氨基酸分子既有自由氨基又有自由羧基，在水溶液中通常解离成两性离子。氨基和羧基的解离取决于溶液的 pH，在酸性溶液中氨基酸带正电荷，在碱性溶液中带负电荷。在某种 pH 下，某一种氨基酸带着相等的正负电荷，呈电中性，这一 pH 称为这个氨基酸的等电点，通常以 pI 表示。

$$\underset{\text{（阴离子）}}{R-\underset{\displaystyle NH_2}{\overset{\displaystyle }{CH}}-COO^-} \qquad \underset{\text{（两性离子）}}{R-\underset{\displaystyle NH_3^+}{\overset{\displaystyle }{CH}}-COO^-} \qquad \underset{\text{（阳离子）}}{R-\underset{\displaystyle NH_3^+}{\overset{\displaystyle }{CH}}-COOH}$$

氨基酸都能与水合茚三酮反应生成蓝紫色化合物，该反应常用于氨基酸的定性测定，同时也可作为氨基酸定量分析的依据。

1-2　蛋白质的结构

一个氨基酸分子上的 α-羧基可以和另一个氨基酸分子上的 α-氨基脱水缩合形成酰胺键（—CONH—），称为肽键。氨基酸分子以肽键结合形成的化合物称肽，由两个氨基酸分子组成的肽称二肽，由三个氨基酸分子组成的肽称三肽，由三个以上氨基酸分子组成的肽称多肽，蛋白质就是由许多氨基酸分子以肽键连接起来的多肽链（图 1-8）。

氨基酸连接成多肽长链后，分子的其他基团就成为多肽长链的侧链，由于这些侧链中的基团具有不同的性质，因而使蛋白质具有特定的空间构象和理化性质。侧链上的一些基团可以相互连接形成副键，如氢键、二硫键、酯键、盐键和疏水键（图 1-9），它们交互作用保证了蛋白质具有稳定的空间结构，即蛋白质的一、二、三、四级结构。

一定种类、一定数量的氨基酸以一定的先后排列顺序首尾相接靠肽键形成长肽链，并在一定位置上生成二硫键。这是蛋白质的一级结构，亦称化学结构。蛋白质的一级结构不表现活性。

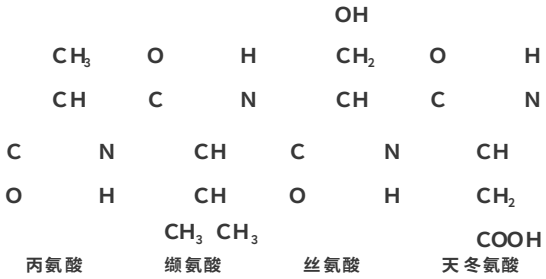


图 1-8　肽键和多肽链结构

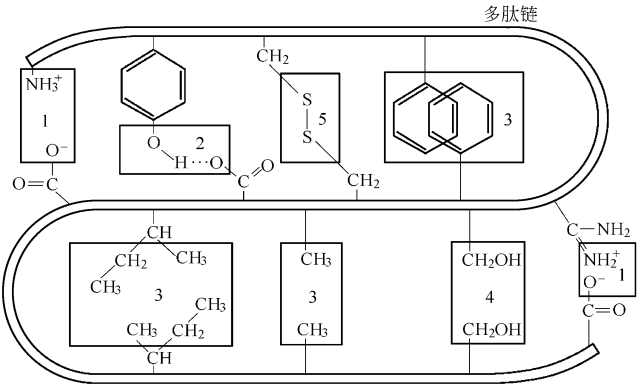


图 1-9　维持蛋白质结构的各种键

1—离子键 2—氢键 3—疏水键 4—偶极间相互作用 5—二硫键

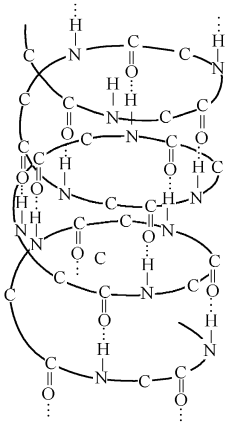
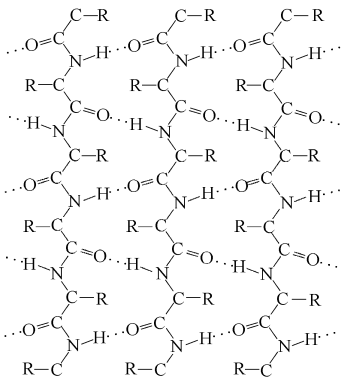


图 1-10　蛋白质 α-螺旋结构



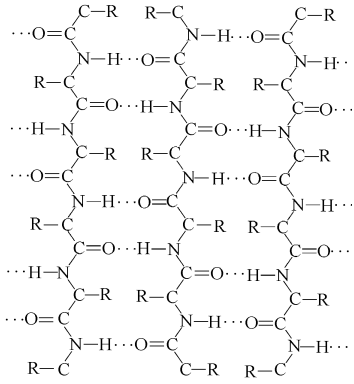


图 1-11　蛋白质 β-折叠结构

在一级结构的基础上，多肽链卷曲、折叠、盘绕形成蛋白质的二级结构，蛋白质的二级结构有 α–螺旋（图 1–10）和 β–折叠（图 1–11）两种形式。

以 α–螺旋和 β–折叠为结构单元，它们相互配置形成的球状空间结构，称蛋白质的三级结构（图 1–12）。蛋白质在形成球状三级结构时，疏水基团藏在球的内面，亲水基团则露在外面。水被蛋白质分子表面极性基团吸引形成水膜，使蛋白质分子相互隔开，不会因碰撞而聚成大颗粒；由于蛋白质分子上带有同性电荷，使蛋白质分子之间相互排斥，不致相互凝集沉淀。因此，蛋白质的水溶液是比较稳定的。

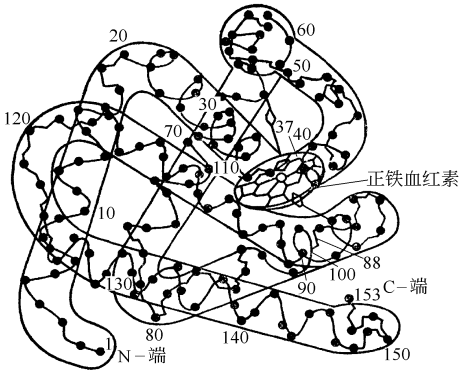


图 1–12　肌红蛋白三级结构

有些蛋白质分子由两条以上的多肽链组成，每条多肽链都具有三级结构，称亚基。由几种或几个亚基彼此以副键结合构成多亚基蛋白质，称为蛋白质的四级结构。凡是多亚基蛋白质必须有四级结构才能有活性。

1–3　蛋白质的性质

1–3–1　胶体性质

蛋白质的相对分子质量很大，它的水溶液必然具有胶体的性质，布朗运动、光散射现象、不能透过半透膜和具有吸附能力等。蛋白质具有很多亲水的极性基团，因此与水有很大的亲和力，在蛋白质分子表面上有一层很厚的水膜，属亲水胶体。胶体有两种状态，即溶胶和凝胶，溶胶和凝胶在一定的温度条件下可相互转变。

1–3–2　带电性与等电点

蛋白质和氨基酸一样也是两性离子，带电荷，也有等电点。在等电点时，蛋白质的溶解度最小，不稳定，易沉淀，但这种沉淀是可逆的，改变溶液的 pH 后，蛋白质能重新溶解。蛋白质带有电荷，在电场中会发生泳动，蛋白质在电场中能泳动的现象称为电泳，电泳的方向因其所带的电荷而定。在一定的 pH 时，不同蛋白质带有不同的电荷，相对分子质量大小又不相同，因此在电场中泳动的方向和速度不同，这样就可以将不同的蛋白质分离开来，近年来采用的聚丙烯酰胺凝胶电泳技术已经成为蛋白质分离的有效手段。

1–3–3　盐溶与盐析

维持蛋白质溶液稳定的因素是蛋白质分子表面的水膜和蛋白质分子的电荷。低浓度的中性盐可增加蛋白质的溶解度，这种现象称盐溶。其原因是蛋白质的离子由于静电作用被带相反电荷的盐离子层所围绕，因而增加了溶解度。高浓度的中性盐（50%以上）可使蛋白质完全沉淀出来，这种作用称盐析。硫酸铵、硫酸钠、氯化钠等中性盐的水化能力比蛋白质强，可以夺去蛋白质分子外围的水膜，并削弱它们所带的电荷。由盐析引起的沉淀是可逆的，含有各种不同蛋白质的溶液如用不同浓度的盐类进行盐析，可将各种蛋白质分离出来，盐析是分离蛋白质和提取酶制品的又一重要手段。

酒精、甲醇、丙酮等有机溶剂与水的亲和力也大于蛋白质，也能夺取蛋白质分子的水膜而使蛋白质沉淀，有机溶剂沉淀蛋白质往往引起结构破坏，因此沉淀是不可逆的。重金属盐如 $HgCl_2$、$AgNO_3$、$Pb(CH_3COO)_2$ 和 $CuSO_4$ 等及苦味酸、鞣酸、磷钨酸和三氯乙酸等试剂能与蛋白质结合成不溶解的沉淀。

1-3-4　变性与复性

将蛋白质分子放于极端的温度或 pH 中，它们的结构、性质就会发生变化，这种现象称为变性。蛋白质变性最显著的效应就是溶解度下降，同时蛋白质也丧失其特有的生物活性。大多数蛋白质加热到 50～60 ℃以上就发生变性，变性时，蛋白质肽链上共价键并未折断，而是蛋白质的空间构象发生了变化。在适当的温度和 pH 条件下，变性的多肽键还可以重新折叠起来，恢复其天然形式，这种现象称为复性，复性的过程一般都是极慢的。

2　核　酸

核酸是原生质的基本组成物质之一，从高等的动、植物到简单的病毒都含有核酸。核酸在生物体内常与蛋白质结合成核蛋白，它在生物的个体发育、生长、繁殖和遗传变异等生命过程中起着极为重要的作用。

2-1　核酸的组成

核酸分为脱氧核糖核酸（DNA）和核糖核酸（RNA）两类。两类核酸都是以核苷酸为基本单位连接而成的生物大分子，核苷酸由有机碱、戊糖和磷酸三种成分组成。有机碱包括两种嘌呤（腺嘌呤 A，鸟嘌呤 G）和三种嘧啶（胸腺嘧啶 T，胞嘧啶 C，尿嘧啶 U）。戊糖包括核糖和脱氧核糖两种。

2-2　脱氧核糖核酸（DNA）

DNA 分子是由很多（几千至几千万个）脱氧核苷酸构成的，这些脱氧核苷酸之间是以磷酸二酯键相互连接构成多核苷酸链，在多核苷酸链上碱基按一定的顺序排列。核酸分子中核苷酸的排列顺序，就是编录在核酸分子上的遗传密码。

华生（Watson）和克里克（Crick）1953 年提出了 DNA 的双螺旋结构模型。最近美科学家利用扫描隧道显微镜录制了放大 100 万倍的 DNA 双螺旋结构的清晰图像（图 1-13）。DNA 的空间构型是围绕着同一轴的两条多核苷酸长链构成的双螺旋结构，两条链的方向相反，两条链的碱基以氢键结合成对，很像一把螺旋梯子。戊糖和磷酸盘旋在链的外侧，好像梯子的扶手。碱基盘旋在链的内侧，每对碱基好像构成梯子的一条条踏板，与螺旋轴垂直，螺旋的直径 2 nm。碱基对都是由一个嘌呤碱和一个嘧啶碱配对构成的，腺嘌呤（A）和胸腺嘧啶（T），鸟嘌呤（G）和胞嘧啶（C）配对。A 和 T 可以形成 2 个氢键，G 和 C 则可形成 3 个氢键，而 A 和 C、G 和 T 之间则没有形成氢键的

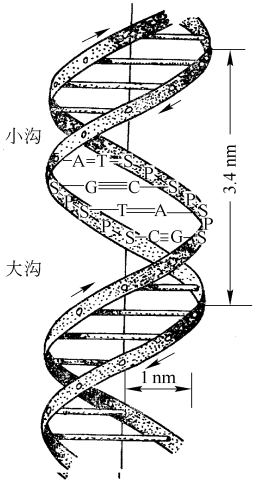


图 1-13　DNA 双螺旋结构

可能性。因此螺旋踏板只能由(A－T)或(G－C)构成。DNA双螺旋的碱基互补配对关系和氢键结合,对于DNA的复制、转录等有着重要意义。

2－3　核糖核酸(RNA)

RNA也是以磷酸二酯键连接成的多核苷酸链,但RNA以单链状态存在。生物体内存在有三种核糖核酸,即信使核糖核酸(mRNA)、核糖体核糖核酸(rRNA)和转运核糖核酸(tRNA)。生物体内蛋白质的生物合成是在这3种核糖核酸的紧密配合和协同作用下完成的。

mRNA呈线形,约占细胞中RNA总量的5%,它是以DNA为模板直接合成(转录)的,它的碱基组成和DNA相对应,是蛋白质生物合成的直接模板。在蛋白质生物合成过程中mRNA链上每三个相邻的碱基决定着一个氨基酸位置,称三联体密码。

rRNA约占细胞中核糖核酸总量的80%,是细胞中核糖体的主要组成成分,约占核糖体的50%。核糖体是细胞中蛋白质合成的场所。

tRNA约占全部RNA的15%,以游离状态存在于细胞质中,又称可溶性RNA。蛋白质合成时,tRNA携带一定的氨基酸,并将其转运到核糖体的mRNA上。tRNA呈三叶草形(图1－14),由单股多核苷酸链回旋扭曲而成,形成氢键的部分称臂,未形成氢键的部分称突环。三叶草的柄称氨基酸臂,末端是C－C－A三个碱基,是连接携带氨基酸的部位。三叶草柄对面是反密码子环,其下部三个碱基是所携带的这种氨基酸的反密码子。在蛋白质生物合成过程中,tRNA携带特定的氨基酸,以反密码子在mRNA链上与三联体密码进行氢键结合,依靠这种反密码子对密码子的"辨认",将mRNA上的信息翻译成一定氨基酸顺序的多肽链。

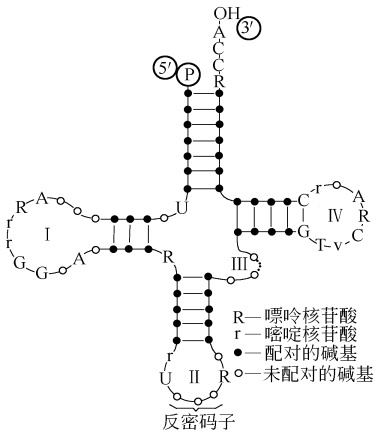


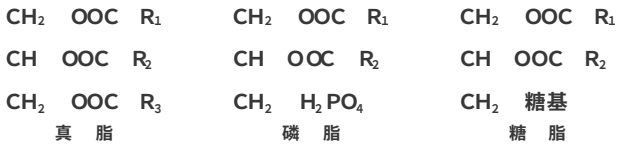
图1－14　tRNA分子三叶草结构

3　脂　质

细胞中的脂质有真脂、磷脂、糖脂三类。真脂是细胞内的贮藏物质,磷脂和糖脂是生物膜的主要组成成分之一,约占生物膜干重的50%。细胞中95%以上的脂质化合物都集中在生物膜上。

真脂是由甘油与脂肪酸形成脂肪酰三脂或甘油三酯,磷脂由甘油的两个羟基与脂肪酸形成脂肪酰二脂,第三个羟基与磷酸结合形成磷脂酸,磷脂酸上的磷酸还可再与其他含羟基的化合物结合形成各种磷脂。组成生物膜的磷脂主要是磷脂酰胆碱(卵磷脂)。

糖脂是含有糖类的脂质,在甘油脂肪酰二脂的第三个羟基上与糖形成糖苷。甘油结合的糖可以是单糖,也可以是双糖或三糖。



脂质化合物的共同特点是分子的一端含有两条非极性的脂肪酸长链，通过甘油与另一端的一个磷酸化的醇基（如磷脂）或没有磷酸化的醇基（如糖脂）相连。脂肪酸链是疏水的，构成分子的疏水尾部，磷酸基团或糖基是亲水的，构成分子的亲水头部，脂质都是双亲媒性分子，两种性质不同的基团，在空间上对立分开或定向排列，使细胞质膜以及细胞内膜系统具有一个整齐的界面或隔离层。

4　糖　类

糖类是植物体的主要成分之一，其含量占植物体干重的60%～90%。植物光合作用的主要产物就是糖。糖在植物体内主要是为植物体内各种生命过程提供能量，为各种物质的合成提供碳骨架。同时作为植物细胞的结构物质如纤维素、果胶物质等保证细胞的结构完整性。

植物体内的糖可以分为单糖、低聚糖和多糖三类，单糖主要有六碳糖、五碳糖、三碳糖、四碳糖和七碳糖，如葡萄糖、核糖等，它们是光合及呼吸作用的主要中间产物，在代谢过程中极为重要。双糖主要有蔗糖和麦芽糖，蔗糖是植物体内最主要的一种双糖，甘蔗、甜菜和植物果实中主要贮藏物质都是蔗糖。麦芽糖是淀粉水解形成的，可以进一步水解成葡萄糖。多糖中最重要的是淀粉、纤维素、果胶质和半纤维素。淀粉是植物的主要贮藏物质，纤维素是细胞壁的主要成分，它们的基本结构单位都是葡萄糖。果胶质和半纤维素分子中除葡萄糖单位外，还有其他的单糖参与形成。

5　原生质的胶体性质

原生质主要是由以蛋白质为主的大分子亲水性物质组成的，分子大小在0.10～0.25 μm，这样大的分子的溶液即可成为胶体状态，呈现胶体的性质。原生质是一个极其复杂的胶体，是植物体内各种生命活动的发生场所，有其特殊的生理特性。

5-1　带电性与亲水性

原生质的主要成分是蛋白质，蛋白质分子表面带有正电荷或负电荷，环绕着这一层电荷又有一层数量相等而符号相反的电荷，这样就在原生质胶粒外面组成一个双电层，由于所有颗粒最外层都带有相同电荷，同性电荷相斥的结果，使它们彼此之间不致相互凝聚而沉淀。蛋白质是亲水化合物，分子表面存在有很多亲水基团，使得分子表面吸附一层很厚的水膜，双电层和水膜的形成保持了原生质胶体的稳定性。蛋白质是两性电解质，原生质也具有两性电解质的性质，也有等电点，中和原生质分子表面的电荷或破坏其双电层，都能降低原生质胶体稳定性。原生质的胶体结构遭受破坏，就会导致原生质生命活动钝化甚至细胞趋于死亡。

5-2　吸附性

原生质胶体颗粒的体积虽然较分子或离子很大，但由于它们的分散度高，比表面积很大，表面能（界面能）很高，它可以吸引很多分子积聚在界面上，这就是吸附作用。已经证明，生物体内的许多化学反应都是在界面上发生，细胞内的空间虽小，但是内部界面很大，一方面有利于原生质新陈代谢过程，促进各种分子和离子的吸附和凝集，同时也为新陈代谢过程中各种生化反应扩大活动场所。

5-3　黏性和弹性

原生质胶体有黏性和弹性，主要与植物的抗逆性有关，且随植物生长的不同时期及外界环境条件的改变而经常发生变化。原生质黏性增加，则代谢降低，与环境间物质交换减少，受环境的影响减弱，抗逆性增强，如越冬的休眠芽和成熟种子。代谢增强，生长旺盛时，原生质黏性降低，则抗逆性减弱，这就是开花期和正在旺盛生长的植物抗逆性很弱的原因。原生质的弹性越大，对机械压力的忍受力也越大，对不良环境的适应性越强，这是某些植物抗旱、抗寒的主要原因。

5-4　凝胶作用

胶体有两种状态，溶胶和凝胶。溶胶是液化的半流动状，近似流体的性质。溶胶可以转变成一种有一定弹性的半固体状态的凝胶，这个过程称为凝胶作用，凝胶和溶胶在一定条件下可以相互转化，凝胶转变成溶胶的过程称溶胶作用。

引起溶胶和凝胶相互转化的主要因素是温度。当温度降低时，胶粒的动能减小，胶粒两端互相连接起来以致形成网状结构，水分子都处于网眼结构的孔隙中，这时胶体呈凝胶状态。当温度升高时，胶粒的动能增大，分子的运动速度加快，胶粒的联系消失，网状结构不再存在，胶粒呈自由活动状态，这就是溶胶。

溶胶状态时，原生质胶体黏性较小，代谢活跃，植物生长旺盛，但抗逆性较弱。当植物进入休眠时，原生质由溶胶转变成凝胶，细胞生理活性降低，但对干旱、低温等不良环境的抵抗能力提高，有利于植物渡过逆境。

复习思考题

1　什么是肽键？维持蛋白质分子空间结构的还有哪些化学键？
2　说出一种分离蛋白质的方法并解释其理论依据。
3　简要说明核酸如何控制蛋白质的合成。
4　蛋白质变性的原因是什么？变性的蛋白质为什么还能复性？
5　举例说明原生质的性质与植物生命活动状态之间的关系。

第三节　植物细胞的催化系统——酶

植物的生长实质上是一个有机物的积累过程，是植物体内各种生命活

动综合作用的结果。这些生命活动是通过一系列的生物化学反应来完成的,各步生化反应的发生受很多因素的影响,其中一个重要因素就是酶。酶是一种特殊的蛋白质,它调节和控制着反应以合适的速度正常进行。酶催化的化学反应称酶促反应,通常一种酶只能催化一种或一类化学反应,底物(反应物)浓度、酶的浓度、温度、介质的 pH 和一些金属离子都会对酶促反应产生影响。

1 酶及其特点

酶是生活细胞产生的具有催化活性的蛋白质,也称生物催化剂。生活细胞的物质代谢是由一系列生物化学反应组成的,这些化学反应在生物体内进行得迅速而有秩序。在体外,这些反应需要在剧烈的温度和 pH 条件下才能完成,这是生活细胞所不能忍受的。但生物体内因有生物催化剂的存在,使复杂的物质转化能在生活的最适条件下,以很快的速度和很高的效率顺利进行。因此可以说离开了酶,复杂的新陈代谢就不能进行,生命现象也就停止。

酶与一般催化剂一样,在反应前后本身的数量和质量不发生变化,只能加速化学反应达到平衡而不能改变反应的平衡点,通过降低活化能来加速反应的进行。酶与一般催化剂不同的是它具有高效的催化性和高度的专一性,同时由于酶是蛋白质,还具有蛋白质的性质。主要组成成分是氨基酸,相对分子质量很大,水溶液具有胶体的性质,两性解离,受一些物理因素(加热、紫外线、X 射线等)及化学因素(酸、碱、有机溶剂等)的作用而变性或沉淀,从而丧失酶的催化活性,必须具有一定的空间构型时才有催化活性。

2 酶的化学组成

有些酶仅由蛋白质构成,称为单成分酶,如脲酶、脂肪酶、蛋白酶和核糖核酸酶等。另一些酶,除含蛋白质部分外(酶蛋白),还含有非蛋白质部分(辅助因子),两部分形成复合物才有催化活性,这类酶称为双成分酶,例如脱氨酶、脱羧酶等。

双成分酶中决定酶的专一性和高效性的是酶蛋白部分,辅助因子主要担负传递氢原子、电子或转移某些基团的作用。一种辅助因子可与多种不同的酶蛋白结合组成催化功能不同的双成分酶,但同一种酶蛋白只能与一种辅助因子结合成双成分酶。在双成分酶中辅助因子是起催化作用的部分。

辅助因子包括辅酶、辅基和金属离子。辅酶与辅基的区别是根据它们与酶蛋白结合的紧密程度而定的。与酶蛋白结合较松,容易透析分离的称辅酶,与酶蛋白结合紧密,不易用透析法分离的称辅基。辅酶和辅基两者大多是一些小分子的有机化合物,主要是一些维生素和核苷酸或者是一些含金属的有机物。

2-1 辅酶和辅基

植物细胞中常见的辅酶和辅基有五种:

2-1-1 NAD^+ 和 $NADP^+$

NAD^+ 烟酰胺腺嘌呤二核苷酸,也称辅酶Ⅰ。

$NADP^+$：烟酰胺腺嘌呤二核苷酸磷酸，也称辅酶Ⅱ。

NAD^+ 和 $NADP^+$ 是脱氢酶的辅酶，在生物体内起着传递氢的作用，NAD^+ 和 $NADP^+$ 接受氢后形成 NADH 和 NADPH（图 1-15）。

2-1-2　FMN 和 FAD

FMN：黄素单核苷酸。　　FAD：黄素腺嘌呤二核苷酸。

FMN 和 FAD 是黄素酶的辅酶，亦起传递氢的作用，FMN 和 FAD 接受氢后形成 $FMNH_2$ 和 $FADH_2$（图 1-16）。

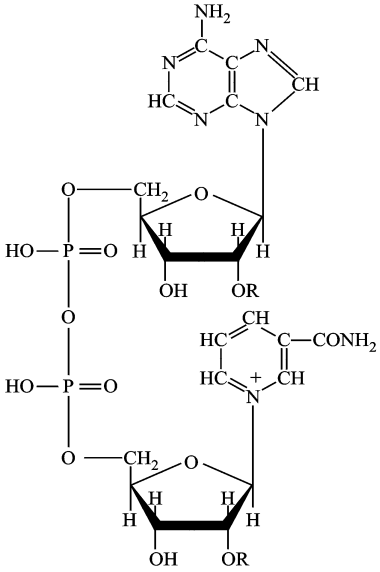


图 1-15　NAD^+ 和 $NADP^+$ 结构

NAD^+：R＝H

$NADP^+$：R＝H_2PO_3

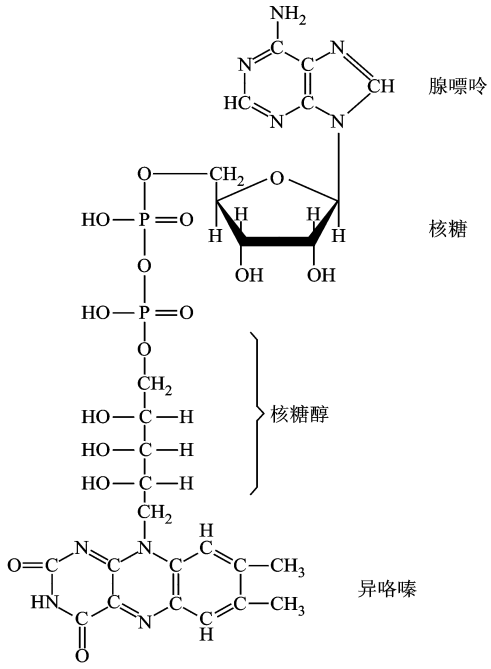


图 1-16　FAD 结构

2-1-3　辅酶 A

辅酶 A（CoA-SA）　传递酰基（RCO-）（图 1-17）。

2-1-4　血红素

血红素（铁卟啉）（图 1-18）　传递电子。

2-1-5　腺苷磷酸

植物体内的腺苷磷酸有三种，即 AMP（腺苷一磷酸），ADP（腺苷二磷酸）和 ATP（腺苷三磷酸）（图 1-19）。腺苷磷酸贮存着生物可直接利用的能量。

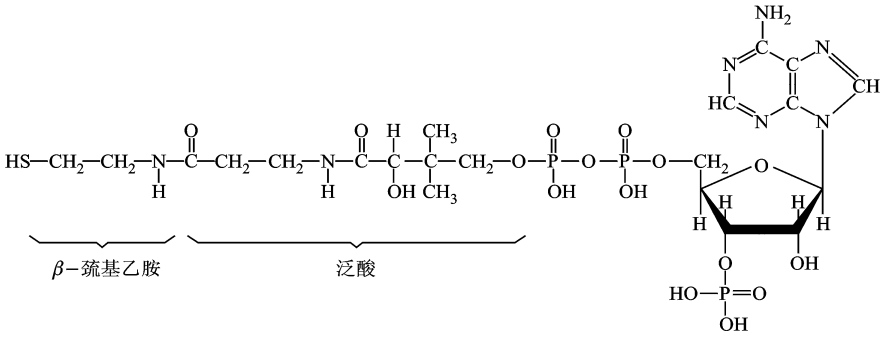


图 1－17　辅酶 A 结构

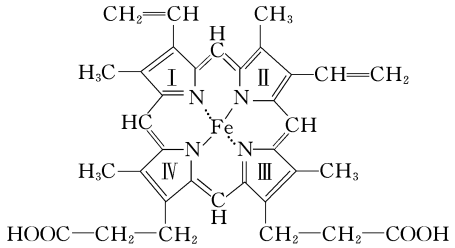


图 1－18　血红素结构式

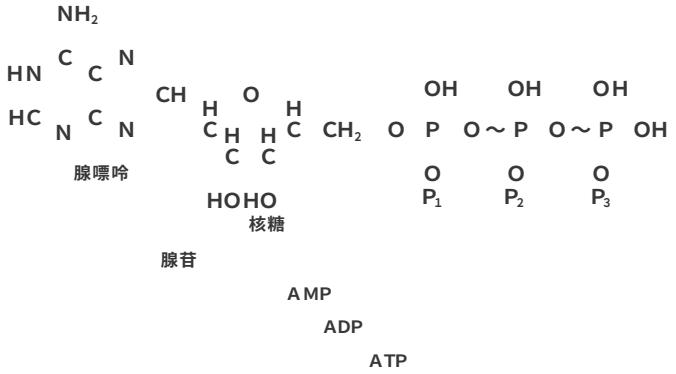


图 1－19　腺苷磷酸结构式

2－2　金属离子

双成分酶中的金属离子的作用如下：

作为酶活性中心的组成成分，直接参与酶与底物的结合和催化作用。在酶与底物分子间起桥梁作用，连接酶与底物，促进底物肽键的断裂。对酶催化活性所必需的分子构象起稳定作用，保持酶活性所必需的空间构象，使酶的催化作用更有效地进行。

3　酶的命名与分类

至今已发现的酶达2300多种，为了消除混乱，做到方便统一，就要对酶进行命名和分类。

3-1　酶的命名

酶的命名有习惯命名法和国际系统命名法两种。习惯命名法根据酶所作用的底物名称、催化的反应性质、酶的来源或其他特点来进行命名，例如淀粉酶、蛋白酶、脱氢酶、水解酶、琥珀酸脱氢酶和胃蛋白酶等。国际系统命名法由于过分复杂未得到普遍使用。

3-2　酶的分类

根据酶所催化反应的性质可将酶分成六大类。

氧化还原酶类　催化物质的氧化还原反应（H得失）。

$$AH_2 + B \quad A + BH_2$$

转移酶类　催化不同物质分子间某种基团的交换或转移：$AX + B \quad A + BX$

水解酶类　催化物质水解作用的酶：$AB + HOH \quad AOH + BH$

裂解酶类　催化一个化合物分解为几个化合物或其逆反应：$A \cdot B \quad A + B$

异构酶类　催化各种同分异构体的相互转变（基团重排）：A　B

合成酶类　催化一切必须与ATP的分解相偶联，由两种物质合成一种物质的反应：

$$X + Y + ATP \quad XY + ADP + Pi$$

4　酶的作用特点

4-1　高效催化性

1 mol Fe^{3+} 在0℃下能催化分解 10^{-5} mol H_2O_2，而在同样条件下1 mol过氧化氢酶则能催化分解 10^6 mol H_2O_2，过氧化氢酶的催化效率比 Fe^{3+} 高 10^{10}，一般来说，酶促反应的速率比无机催化剂快百万倍以上。

4-2　高度专一性

酶对所作用的底物有严格的选择性，一种酶往往只能对一类物质或一种物质起作用，催化一定的反应，生成一定的产物。这种特性是由酶蛋白的结构决定的，它可分为两种类型：

4-2-1　结构专一性

某些酶要求所作用的底物在结构上属于同一类物质或具备一定的化学键，称相对专一性。例如，脂肪酶能催化水解含酯键的一类物质，包括脂肪及所有脂肪酸和醇形成的酯。

某些酶对底物的要求非常严格，只能催化某一种底物进行一种反应，即使底物的结构稍有改变也会失去其催化作用，称绝对专一性。例如，脲酶只能催化尿素水解生成 CO_2 和 NH_3，而对尿

素的各种衍生物则不起作用。

4-2-2　立体异构专一性

有些酶只对一种化合物的一种立体异构体发生催化反应，而对另一种立体异构体不起作用，或催化底物形成一种立体异构体而不能形成另一种异构体，酶的这种性质称立体异构专一性。例如，L-乳酸脱氢酶只能催化 L-乳酸脱氢，而对 D-乳酸无作用，琥珀酸脱氢酶能催化琥珀酸脱氢形成延胡索酸（反丁烯二酸），而不能形成顺丁烯二酸。

5　酶的作用机制

5-1　酶的中间产物理论

酶和一般的催化剂一样，都是通过降低反应的活化能来加快化学反应速度的。酶（E）首先与底物（S）结合形成中间产物（ES），由中间产物再分解成最终产物（P），同时酶本身恢复原形。这样，酶促反应要比非催化反应多经历几个步骤，每个步骤的活化能都比非催化反应低。如果非催化反应要求活化能的能阈为 *a*，在酶（E）存在时，底物 S 先和酶结合形成中间产物［ES］（酶-底物复合物）的能阈为 *b*，ES 分解成 P 和 E 的能阈为 *c*，由于 *b* 和 *c* 均比 *a* 小得多，因而反应速度大大加快（图 1-20）。实验已经证明了酶促反应过程的中间产物存在。

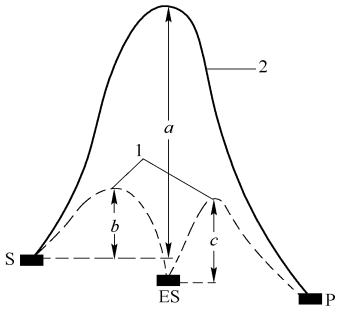


图 1-20　催化反应与非催化反应中活化能的图解

1-催化反应　2-非催化反应

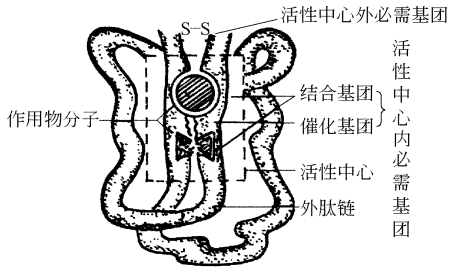


图 1-21　酶的活性中心示意图

5-2　酶的活性中心

酶蛋白是由成千上万个氨基酸以肽键相互连接并螺旋、卷曲而成，这些氨基酸并不都具备催化功能，酶分子中存在有活性中心（图 1-21）。酶的活性中心是指酶分子上直接参与反应的氨基酸残基的侧链基团，以一定的空间结构组成的活性结构，是酶分子中与催化活性有密切关系的特殊部位。活性中心的基团分为催化基团和结合基团两部分，前者决定酶的催化能力（高效性），后者决定酶与哪些底物结合，是决定专一性的部位。单成分酶的活性中心是在空间结构上相互邻

近的氨基酸残基,双成分酶的活性中心则由酶蛋白和辅助因子或辅助因子的一部分共同组成。酶的活性中心外的基团,称非活性中心或活性中心外必需基团,是维持形成活性中心的构象所必需的,当外界的理化因素破坏了非活性中心时,也可能影响活性中心的特定构象,从而影响酶的活性。

5-3　酶的催化机制

酶发生催化作用前必须先与底物结合,形成酶-底物复合物,再发生化学变化,得出产物和酶,酶和底物依靠离子键、氢键和非极性键相互结合,这就要求底物分子的大小及其几何形状一定与酶活性中心相适应。关于酶的作用机制,人们比较愿意接受的说法是"诱导契合"假说(图1-22)。

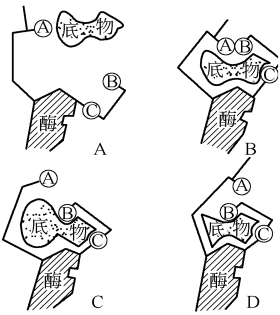


图1-22　酶催化机制——诱导契合理论模型

酶是通过与底物形成中间产物,降低反应的活化能来加速化学反应速度的。酶分子中存在有活性中心,活性中心由催化基团和结合基团组成。在酶与底物分子相互接近的过程中,底物分子诱导酶的活性中心结构发生利于与底物结合的变化。酶与底物接触,酶分子通过结合基团与底物分子互补契合,催化基团催化底物分子中键断裂或形成新的化学键,底物转化为产物,产物由酶分子上脱落下来,酶又恢复到原来构象。

影响酶反应速度的因素

酶促反应是在酶催化下的生物化学反应,底物浓度、酶浓度、温度、pH、抑制剂和激活剂等都会对反应速度产生影响。任何因素的改变都会引起植物体内生理生化过程失调,从而影响植物正常的生命活动。

6-1　底物浓度

酶活性是指酶催化一定化学反应的能力,其大小可以用在一定条件下催化某一化学变化的反应速度来度量,而反应速度可用单位时间内,单位体积中底物的减少量或产物的增加量来表示。以底物浓度[S]为横坐标,反应速率 v 为纵坐标作图,得出 v 与[S]的关系曲线(图1-23)。可以看出:当底物浓度较低时,v 与[S]的关系呈正比关系;伴随底物浓度的不断增加,反应速率渐渐变成不再按比例升高;如果底物浓度再继续加大,反应速率增加的更少了;继续加大底物浓度,反应速率最终不再上升达到最大反应速率(v_{max})。酶促反应速率与底物浓度之间的关系可用米氏方程来表示。

$$v=\frac{v_{max}[S]}{k_m+[S]}$$

k_m 称为米氏常数,其数值就是当酶促反应速率达到最大反应速率一半时的底物浓度。

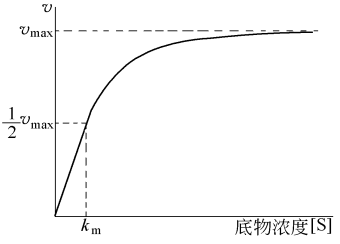


图 1-23　酶反应速度与底物浓度的关系

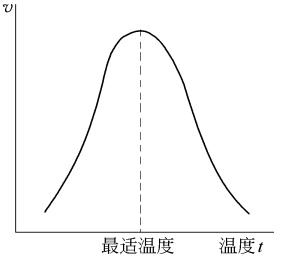


图 1-24　酶反应速度与温度的关系

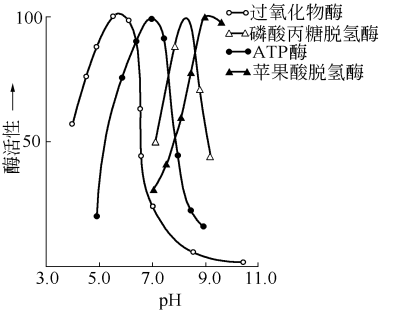


图 1-25　豌豆根中某些酶的 pH 活性曲线

6-2　酶的浓度

酶促反应中，底物浓度足够大时，反应速率与酶浓度成正比。即 [S] 足够大时，只有 [E] 增大才会有 [ES] 增大，反应速率才会增大。

6-3　反应温度

温度对酶促反应速度的影响有两个方面：一方面随温度的升高，反应速率加快；另一方面随着温度升高，酶蛋白逐步变性，活性酶减少而使反应速率降低。这两种过程平衡的结果，使得酶促反应具有一个最适温度 T（一般 40～50℃），低于最适温度，前一种效应为主，高于最适温度，后一种效应为主（图 1-24）。

一定时间内：温度 $t<T$ 时，v 随 t 的升高而增加。$t=T$ 时，$v=v_{max}$。$t>T$ 时，v 随 t 的升高而减小。温度每提高 10℃所增加的反应速率倍数称温度系数（Q_0）。

> 动脑筋
> 温室中生产的作物，经常由于光照、温湿度、水分和肥料等管理不当，出现生长异常现象，调整环境适合植物要求，植物生长又恢复正常，能解释其中的原因吗？

6-4　pH

酶蛋白分子是一种两性离子，介质的 pH 直接影响酶分子的解离、带电状态和分子间成键，导致酶蛋白的空间构象和与底物结合能力的改变。因此，酶的催化能力随介质 pH 的改变而改变，各种不同的酶均有其各自不同的最适 pH 范围（图 1-25）。在最适 pH 范围内，反应速度最大，在过酸和过碱的条件下，酶活性完全丧失。工作中常加入缓冲溶液稳定溶液介质的 pH。

6-5　激活剂（活化剂）

凡是能提高酶活性的物质，都称为激活剂。酶的激活剂主要是一些简单的如 Na^+、K^+、Mg^{2+}、Cu^{2+}、Zn^{2+}、Co^{2+}、Fe^{2+}、Cl^-、Br^- 和 H^+ 等的无机离子和如抗坏血酸，半胱氨酸，谷胱甘肽

等小分子有机物。同一种物质对一种酶是激活剂而对另一种酶则可能具有抑制作用;对于同一个酶,一种物质在一个浓度下是激活剂,而在另一个浓度下则是抑制剂。各种酶要求的激活剂的种类及浓度各有特点,但大部分酶都必须在一定的激活剂参加下才能具有高效催化活性。

6-6　抑制剂

引起酶活性中心化学性质发生改变而造成酶活力下降或丧失的物质称抑制剂。酶的抑制作用是多种多样的,Ag^{+}、Hg^{2+}、Cu^{2+}和Pb^{2+}等重金属,一氧化碳、硫化氢、氰化物、碘乙酸、砷化物、氰化物、生物碱和有机磷等都是抑制剂。

抑制剂可与酶的某些基团共价结合,很难自发分解,也不能用透析等物理方法解除,这种抑制剂是不可逆的抑制剂,如有机磷农药、含汞和含砷有机物、碘乙酸、重金属、氰化物和叠氮化物等。有些抑制剂与酶结合后可以用透析等方法除去,使酶恢复活性,称为可逆的抑制剂。可逆的抑制剂又可分为竞争性抑制剂与非竞争性抑制剂两种。竞争性抑制剂的分子结构与底物相似,能同底物竞争与酶分子相结合,减少酶分子与底物结合的概率,从而引起抑制作用。非竞争性抑制剂和底物同时结合在酶的不同部位上,通过降低酶的活性产生抑制作用。琥珀酸脱氢酶和Ag^{+}、Hg^{2+}、Cu^{2+}、Pb^{2+}等重金属离子都属于这类抑制剂。

7　同工酶

同工酶是指能催化同一种化学反应,在分子结构组成上有所不同的一组酶。同工酶催化相同的化学反应,但它们的蛋白质结构、溶解度,相对分子质量和对激活剂、抑制剂的反应都存在差异。从生物体中分离出来的有同工酶性质的酶已超过百余种,同工酶的存在是一切生物中的普遍现象。

乳酸脱氢酶(LDH)是同工酶的典型代表,它是由M和H两种亚基组成的四聚体,M亚基与H亚基的相对分子质量相同,都是35000。乳酸脱氢酶有5种同工酶,它们的亚基组成分别为LDH_1(M_4)、LDH_2(M_3H)、LDH_3(M_2H_2)、LDH_4(MH_3)和LDH_5(H_4)。

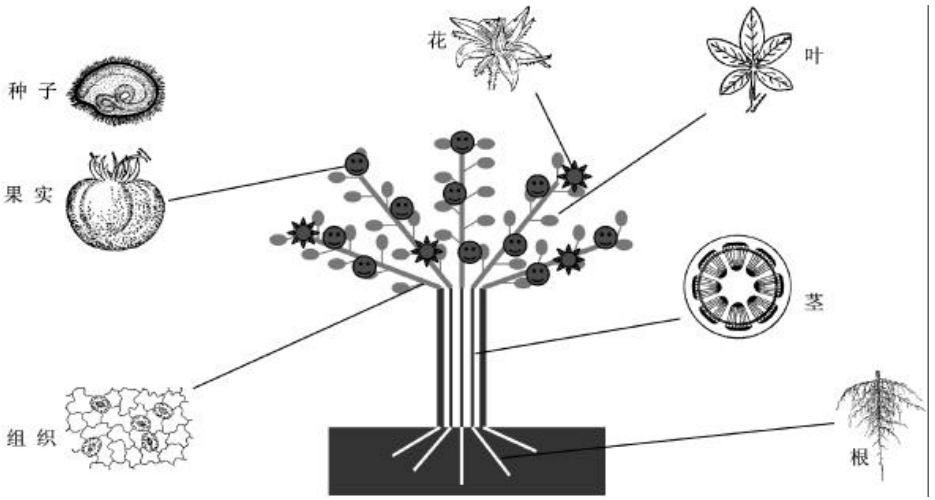
同工酶在生命活动中发挥着广泛的作用,它是研究基因突变、基因表达、代谢调节、抵抗伤害、生物进化、生态分布和群体遗传的重要工具。

复习思考题

1　什么是酶?酶有什么特点和作用?
2　什么是辅酶和辅基?细胞中常见的辅酶和辅基有哪些?
3　画图说明胞间连丝的结构特点。
4　什么是酶的活性中心?简述酶的作用机制。
5　说明温度对酶促反应速度的影响。

细胞是植物体结构和功能的基本单位,细胞的基本结构包括细胞壁、细胞膜、细胞质和细胞核四部分。细胞中有生命的物质称原生质,主要有水、蛋白质、核酸、脂质、糖类和无机盐等物质组成,原生质是细胞各种生命活动的场所。细胞的生命活动是通过一系列的生化反应来完成的,控制细胞内生化反应的物质称为酶,酶是一种特殊的蛋白质,与相应物质共同组成酶系统。底物浓度、酶的浓度、温度、环境 pH、激活剂和抑制剂都直接影响着酶的活性。

第二章　植物组织和器官



目的要求：了解植物各种组织和器官的结构特征，能够在宏观和显微镜下区分各种组织和器官在结构上的异同点。掌握各组织和器官的生理机能。在学习过程中，一定要树立辩证唯物主义观点，逐步理解植物体的各个部分在植物的整个生命活动过程中相互联系、相互协调、相互制约和相互统一的关系。

学习要点：分生组织和成熟组织结构特征和生理机能，维管束、维管组织和维管系统的结构、种类和功能。根、茎、叶、花、果实和种子的结构和功能。营养器官的变态类型。重点学习根、茎的初生结构和叶的结构特点，内皮层的结构和功能。

技能培训：显微镜使用，组织器官结构观察比较。

细胞分化形成组织，组织再进一步组成各种器官。器官是由多种组织构成的能行使一定生理机能的结构单位。被子植物由根、茎、叶、花、果实和种子六大器官构成。功能相同、形态相似、来源不同的器官称同功器官，功能不同、形态各异、来源相同的器官称同源器官。

第一节　植物组织

细胞的生长和分化，导致植物体内形成许多不同类型的细胞群。形态结构相似，生理机能相同，在个体发育中来源一致的细胞群组成的结构和功能单位，称为组织。植物的各个器官根、茎、叶、花、果实和种子都是由几种组织构成的，每一种组织都具有一定的分布规律和行使一种主要的生理机能，各种组织的功能相互配合、相互依赖，就保证了某一器官所担负的生理机能得以正常进行。

植物组织根据形态结构和生理机能的不同，可分为分生组织和成熟组织两大类。

1 分生组织

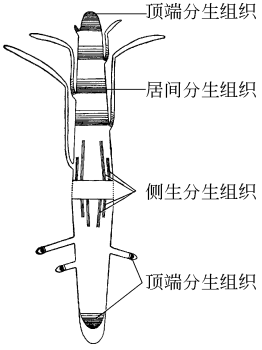


图 2-1　分生组织

植物体内由一些具备持续分裂能力的细胞组成的细胞群，称为分生组织。分生组织的细胞代谢旺盛，具有很强的分裂能力；一般细胞排列紧密，无细胞间隙；细胞壁薄，细胞核大。分生组织主要存在于植物的生长部位，由于分生组织的存在，植物才能始终保持生长的能力或潜能，植物体才能得以终生不断地伸长或增粗。

分生组织按照所处的位置不同，分为顶端分生组织、侧生分生组织和居间分生组织（图 2-1）。顶端分生组织位于根、茎及分枝的顶端。该组织的细胞经分裂和生长，可使根、茎不断伸长，形成侧枝、叶、侧根和生殖器官。侧生分生组织存在于植物的根和茎的内侧，植物构造上称形成层。居间分生组织是顶端分生组织在某些器官中局部区域的保留，存在于植物茎的节间基部和叶片基部，禾本科植物的拔节、抽穗都是居间分生组织的活动结果。

> 动脑筋
> 韭菜和葱收割后为什么还能再次生长？

2 成熟组织

由分生组织分裂产生的细胞，经过生长和分化逐渐转变为具有一种特定功能的成熟组织。成熟组织中除分化程度不高的少数组织具有恢复分裂的能力外，其余成熟组织一般不具分裂能力，因此，成熟组织又称永久组织。根据成熟组织形态、结构和功能的不同，成熟组织又可分为五种类型。

2-1　保护组织

保护组织存在于植物体的表面，由一层或数层排列紧密的细胞构成，它的作用是防止水分过

度蒸腾、机械损伤和病虫侵害。由表皮和周皮组成。

表皮　是存在于幼嫩的根、茎、叶、花和果实等表面的一层活细胞，细胞排列紧密、镶嵌，除气孔外无细胞间隙；细胞外壁较厚，并角化形成角质层；细胞内不含叶绿体（图2-2）。有些植物表皮上还有蜡层和表皮毛等，更加强了表皮的保护作用。

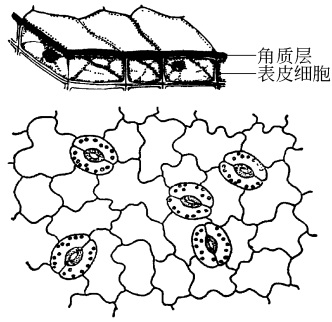


图2-2　保护组织（表皮）

周皮　根和茎的不断增粗，造成表皮组织破裂，表皮被破坏后植物形成一种新的保护组织——周皮。周皮存在于根和茎的表面，由木栓层、木栓形成层和栓内层组成，其中木栓层位于最外层，它由数层死细胞构成，因而具有更强的保护作用。

2-2　基本组织

基本组织是植物体内数量较多、分布最广的组织，因其由薄壁细胞组成，也称薄壁组织（图2-3）。基本组织是植物体行各种代谢活动的主要组织，担负着吸收、同化、贮藏和通气的功能，具有潜在的分生能力，是嫁接、扦插成活和组织培养的基础。基本组织根据生理机能不同分为吸收组织（根尖分生区）、同化组织（叶肉细胞）、贮藏组织（胚乳）、通气组织（气道）和传递细胞。

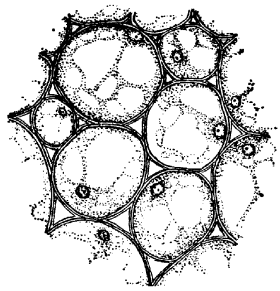


图2-3　基本组织

2-3　机械组织

机械组织是对植物体起机械支持和加固作用的组织，在根、茎内很发达，特点是细胞壁发生局部或全部加厚，根据增厚程度不同分为厚角组织和厚壁组织两类。厚角组织细胞壁只在角隅部位增厚，是活细胞，细胞内有叶绿体，一般存在于幼茎、花柄和大的叶脉部分的表皮内侧（图2-4）。厚壁组织（图2-5）细胞壁全部加厚，原生质体消失，死细胞，分纤维和石细胞两种。

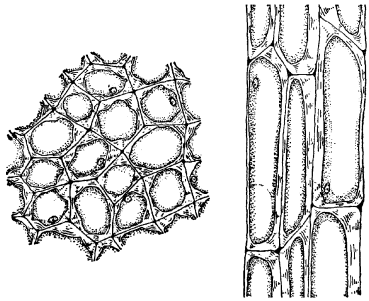


图2-4　厚角组织

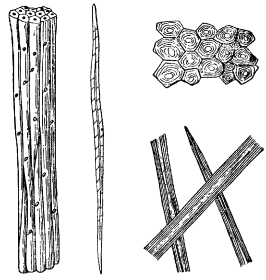


图2-5　厚壁组织

2-4　输导组织

输导组织是植物体内担负物质长途运输的主要组织，由管状细胞上、下相连而成，贯穿于植物体各个器官内。输导组织根据其构造和功能的不同，分为两类。

导管和管胞的主要功能是运输水和无机盐。导管细胞的原生质和横壁消失，纵壁增厚并木质化，是死细胞。导管的细胞壁增厚不均匀而形成不同的花纹，据此可将导管分为多种类型（图2-6）。管胞是两端斜尖的狭长细胞，也是死细胞，管胞的输导能力不及导管，也有多种类型。

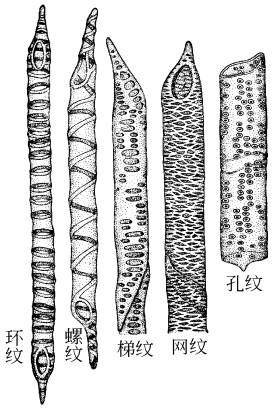


图2-6　导管细胞

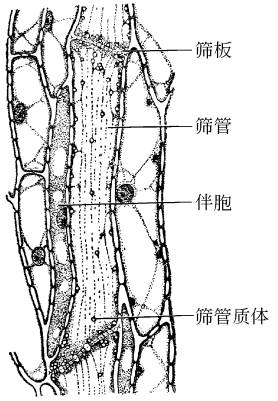


图2-7　筛管细胞

筛管的主要功能是运输有机物质。组成筛管的细胞壁较薄，含原生质，细胞核消失，是活细胞。上、下细胞间的横壁上有许多小孔，称为筛孔。具有筛孔的细胞壁称为筛板。筛管细胞的原生质通过筛孔相连，成为有机物运输的通道。伴胞是位于筛管旁边的较小而狭长的活细胞，它与筛管相邻的侧壁之间有胞间连丝相通，有助于筛管的运输（图2-7）。

2-5　分泌组织

分泌组织是指能产生、贮藏和输导分泌物的组织，它们使植物体产生蜜汁、挥发油、黏液、树脂、乳汁、单宁、生物碱和盐类等物质（图2-8）。分泌结构分为外分泌结构（腺毛、腺磷、蜜腺、盐腺和排水器）和内分泌结构（分泌细胞、分泌腔、分泌道和乳汁管）两大类。

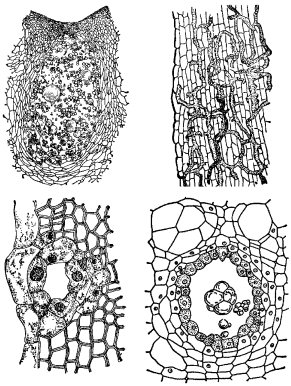


图2-8　分泌组织

3　维管系统

植物体的每一个器官都是由许多不同的组织组成的，各种组织在植物体内存在的状态是不同的。

3-1　维管束

在植物体内,有些组织往往聚集在一起形成束状。例如,导管、管胞、木质纤维和木质薄壁细胞聚集在一起,形成木质部;筛管、伴胞、韧皮纤维和韧皮薄壁细胞聚集在一起,形成韧皮部。由木质部和韧皮部共同组成的束状结构称为维管束。维管束贯穿于植物体各个部分,形成一个复杂的网状系统,起着运输养料和支持植物体的作用。维管束可分为两种类型。

无限维管束　这种维管束由木质部、韧皮部和形成层三部分组成。由于形成层的活动,能够产生新的木质部和韧皮部,使植物的根、茎不断增粗。双子叶植物的维管束一般为无限维管束。

有限维管束　这种维管束只由木质部和韧皮部两部分组成,两者之间无形成层,因而,根、茎生长到一定程度后不再增粗。单子叶植物的维管束一般是有限维管束。

3-2　维管组织

组成维管束的木质部和韧皮部通常是由输导组织、薄壁组织和机械组织等几种组织组成,是一种复合组织。通常,我们将木质部和韧皮部,或者其中之一,称为维管组织。维管组织的形成,在植物系统进化过程中,对于适应陆生生活有着重要的意义。从蕨类植物开始,就有了维管组织的分化。种子植物体内的维管组织则更为发达进化,故将蕨类植物和种子植物,总称为维管植物。

3-3　维管系统

维管组织错综复杂地贯穿于某一器官或整个植物体中,组成一个结构和功能上的单位,使一个器官或整个植物体的各个部分都连接起来。因此,在一个植物的整体上或一个器官的全部维管组织总称为维管系统。

复习思考题

1　什么叫组织?说明植物各种组织的特征、功能和在植物体内的分布。
2　什么叫维管束?维管束可分为哪两种类型,有何区别?
3　为什么松柏等树木可以多年生长,而黄瓜、玉米等作物只有一年寿命?

植物也有情感

科学家研究发现,植物也具有丰富的情感。将测谎仪绑到植物叶片上,植物吸水时显示出与人类激动时相同的曲线;火烧植物叶子,记录仪指针发生剧烈摆动;奏乐时细胞原生质流动加快,听到音乐的植物生长较快;植物受到损伤或威胁会释放气体"乙烯",同时生长速度减慢;用脑电仪将人手和植物叶子连接起来,伴随人的喜怒哀乐植物也会表现高兴(舞动花瓣)和沮丧(低垂叶片)。用"植物活性翻译机"记录植物的"声音"发现,环境突然变化植物会发出惊讶的声音,恐怖时会发出痛苦的声音,阳光明媚或吸足水后会发出悦耳的声音。"植物心理学"正在成为一门新兴学科。

第二节　植物的根

根是植物的地下营养器官，它的主要生理机能是使植物固定在土壤中，并对地上部分起支持作用；根能从土壤中吸收水、无机盐、二氧化碳和一些小分子物质；根能合成氨基酸、植物碱和激素等；根还具有贮藏、繁殖和输导、分泌的功能。

根据发生部位的不同，可将根分为主根、侧根和不定根三种。主根是由种子的胚根发育而成的，是植物体最早出现的根。主根上发生的分枝以及分枝再发生的各级分枝称为侧根。由于主根和侧根都有一定的发生位置，所以称为定根。从茎、叶、老根或胚轴上产生的根称为不定根。一株植物地下部分所有根的总体，称为根系。根系可分为直根系和须根系。

1　根尖的分区

植物的根从其尖端到着生根毛的一段，称为根尖。根尖是根生命活动最活跃的区域。根尖从其尖端向后依次可分为根冠、分生区、伸长区和根毛区（成熟区）四个区（图 2-9）。

根冠　根冠位于根尖的最顶端，是由许多排列疏松的薄壁细胞组成的帽状结构，对根尖起保护作用；能分泌黏液，起润滑作用；根冠细胞原生质内含有淀粉体，与根的向地性生长有一定的关系。

分生区　分生区位于根冠上方，属于顶端分生组织，由于新产生的细胞不断补充根冠和转变成伸长区，因而此区的长度是相对固定的。

伸长区　位于分生区的上方，此区细胞逐渐停止分裂并迅速伸长，伸长生长所产生的伸长力量，是根尖深入土层的主要推动力。

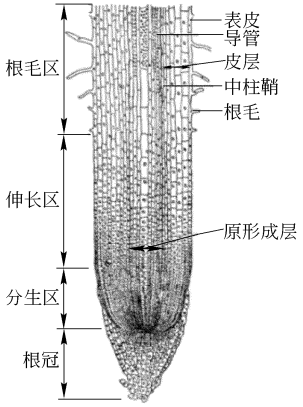


图 2-9　根尖分区

根毛区（成熟区）　根毛区位于伸长区的上方，细胞不再伸长，开始分化成各种成熟组织。根毛区表面生有根毛，扩大了根的吸收面积，而且根毛区内根的基本结构完全形成。根毛区是根吸收水和无机盐的主要部位。

2　根的结构

2-1　双子叶植物根的结构

2-1-1　双子叶植物根的初生结构

由分生区细胞经过不断的分生、伸长、分化所形成的结构（成熟区结构），称为初生结构。双子叶植物根的初生结构由外向内依次为表皮、皮层和维管柱三部分（图 2-10）。

表皮　表皮是根最外一层细胞，排列紧密，无细胞间隙，细胞壁薄，细胞外壁向外突出形成根毛，扩大了根的吸收面积。表皮的吸收作用较其保护作用更为重要。

皮层　皮层位于表皮和维管柱之间，由许多薄壁细胞组成，根毛吸收的水和无机盐通过皮层进入维管柱。皮层也具有贮运和通气的作用。

皮层从外向内依次分为外皮层、中皮层和内皮层。内皮层仅由一层细胞组成，这层细胞的上、下壁和两个侧壁局部增厚成为凯氏带。向内转移的水和无机盐无法超越凯氏带，也无法在壁和细胞质之间移动，唯一的通道，只能通过具有选择性的细胞质才能进入维管柱内。这说明根对物质的运输具有严格的选择性和调控作用（图 2-11）。

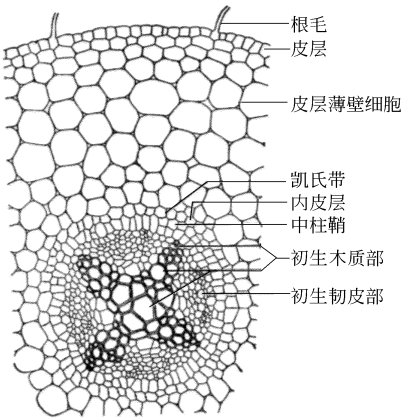


图 2-10　双子叶植物根初生构造横切面

维管柱　皮层以内的部分，叫维管柱。包括中柱鞘、维管束和髓三部分。中柱鞘由一层或几层排列紧密的薄壁细胞组成，具有潜在的分裂能力（恢复分生能力，在次生结构中形成木栓形成层），在一定条件下，能产生侧根或不定芽。维管束由初生木质部、初生韧皮部和夹于其间的具有潜在的分裂能力（恢复分生能力，在次生结构中转变为形成层）的薄壁细胞组成，主要功能是运输水、无机盐和有机物质。少数双子叶植物的根在维管柱中央有由薄壁细胞组成的髓，但多数双子叶植物根的中央为初生木质部所占满，因而没有髓。

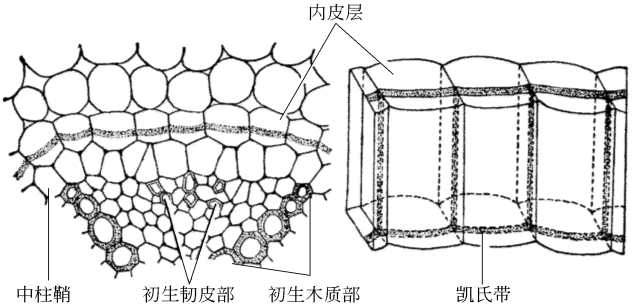


图 2-11　植物根内皮层结构

2-1-2　双子叶植物根的次生结构

大多数双子叶植物根的初生结构形成后，由于形成层和木栓形成层的产生及分裂活动所形成的结构，叫次生结构。双子叶植物根的次生结构由外向内依次为：周皮（木栓层、木栓形成层、栓内层）、韧皮部（初生韧皮部、次生韧皮部）、形成层、木质部（次生木质部、初生木质部）和射线等部分。有些植物还含有髓。

2-2　禾本科植物根的结构

禾本科植物的根也是由表皮、皮层和维管柱三部分组成（图 2-12），与双子叶植物根的初生结构相似，但也有不同之处。

表皮　根最外一层，由排列紧密的活细胞组成。

皮层　靠近表皮的 2～3 层皮层细胞在根生长后期变为厚壁组织，起支持和保护作用。水稻幼根皮层细胞形成较大的细胞间隙，以利于通气；水稻老根的皮层细胞，有明显的气腔，并与茎、叶的气腔相通，成为良好的通气组织。

禾本科植物根的内皮层发生五面加厚，只有外切向壁不加厚，在横切面上呈马蹄形，这些内皮层细胞能阻止水分和无机盐进入维管柱。水分和无机盐可以通过通道细胞进入木质部。

维管柱　中柱鞘细胞均为一层，随着发育逐渐由薄壁细胞转变为厚壁细胞。禾本科植物为有限维管束，所以不能形成次生结构。在发育后期，髓可转变为厚壁组织，加强了维管柱的支持与巩固作用。

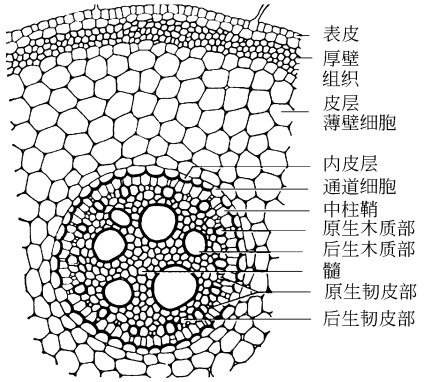


图 2-12　小麦幼根横切

3　根的变态

植物的营养器官由于长期适应周围环境，使器官在形态结构及生理机能上发生变化，成为该种植物的遗传特性，这种现象为变态。变态器官在外形上往往不易区分，常要从形态发生上来加以判断。

根据根的形态和功能的不同，将根分为贮藏根、气生根和寄生根三种变态类型。

3-1　贮藏根

这类变态根主要是适用于贮藏大量的营养物质，通常分为肉质直根和块根两种。

肉质直根　肉质直根常见于二年生或多年生的草本双子叶植物，主要由主根发育而成，所以每株只有一个肉质直根。如萝卜、胡萝卜等。萝卜的肉质直根大部分是次生木质部，其中的木质薄壁组织非常发达，贮藏着大量的营养物质，且不木化，为食用的主要部分。胡萝卜的肉质直根中大部分是次生韧皮部，其中的韧皮薄壁组织非常发达，贮藏大量的营养物质。

块根　块根是由不定根或侧根经过增粗生长而成的肉质贮藏根，内部贮藏大量营养物质。如甘薯的块根中含有丰富的淀粉，是重要的杂粮作物（图 2-13）。

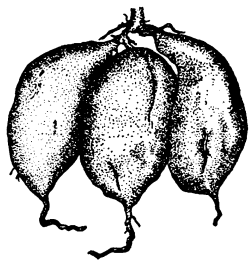


图 2-13　甘薯块根

3–2　气生根

凡露出地面,生长在空气中的根均称为气生根。气生根根据所担负的生理机能不同,又可分为以下几类:

支持根　如玉米、高粱等的支持根,除具有支持作用外,还可从土壤中吸收水分和无机盐(图 2–14)。

呼吸根　如生长在沿海或沼泽地带的红树、水松等,它们有一部分根从腐泥中向上生长,暴露在空气中,形成呼吸根。呼吸根组织疏松,适宜于输送和贮存空气。

攀缘根　如藤本植物常春藤、凌霄等,从茎上产生许多不定根,固着在其他物体的表面而攀缘上升,称为攀缘根。

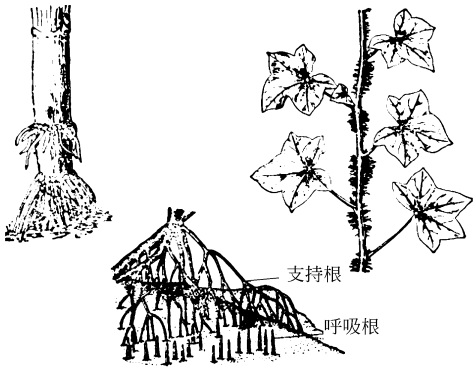


图 2–14　气生根

3–3　寄生根

寄生植物如菟丝子,它的叶退化成鳞片,不能进行光合作用,以突起状的根伸入寄主茎的组织内,彼此的维管组织相通,从寄主体内摄取营养物质。

复习思考题

1　以大豆和小麦为例,说明直根系和须根系的区别?
2　根尖可分为几个区?各区有什么特点和功能?
3　双子叶植物根的初生结构有什么特点?说明凯氏带的作用。
4　禾本科植物根有哪些特点?
5　根有哪些变态类型?变态后各有什么功能?

根状独木林

谜语说"二木不成林"(谜底是"相"字),但在热带森林里却有独木成林的事,一根大榕树就是一个小树林。榕树的树干上挂着数不清的"枝条",其实那是根。根,一般都生长在土壤里,可是这种根生在树干上和空气中,叫气生根。气生根有大有小,有粗有细,有的吊在半空中,有的扎在地面上,扎在地面上的就又变成了新生的树干。日子久了,一株树就逐渐变成了小树林,因为是一棵树形成的,又叫独木林。我国广东有一棵大榕树,树干直径 15 m,树冠遮荫面积足有三亩地。印度有一棵大榕树,树阴下能坐 7000 人乘凉。

很多植物都有气生根,玉米、高粱、吊兰等都会生长气生根。气生根可以吸收空气中的养料,供给植物生长发育的需要。

第三节　植物的茎

茎是联系植物根、叶，输导水分、无机盐和有机物的营养器官。除少数生于地下外，一般是生长在地上的营养器官。茎上着生芽，芽萌发生长形成叶和分枝，组成庞大的枝叶系统，支持着整个植物体。茎也具有贮藏和繁殖的功能。

1　茎的形态

茎上着生叶的部位，称为节。两个节之间的部分，称为节间。着生叶和芽的茎，称为枝条。因此，茎就是枝上除去叶和芽所留下的轴状部分。枝条上叶片脱落后留下的痕迹，叫叶痕。叶痕中，枝条和叶柄之间维管束断离留下的痕迹，称为叶迹或维管束痕。鳞芽的芽鳞片脱落后留下的痕迹，称为芽鳞痕。在木本植物的茎上还有很多小突起称为皮孔，它是枝条与外界进行气体交换的通道。一般情况下，我们可以将叶痕的形状、叶迹的分布、皮孔的形状和数目作为识别树种的依据，同时，根据枝条上芽鳞痕的数目和相邻芽鳞痕之间的距离，可以判断枝条的生长年龄和生长速度（图 2-15）。

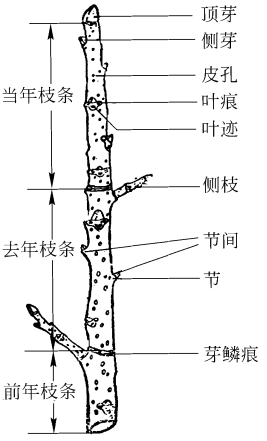


图 2-15　胡桃冬枝形态

根据生长习性可将茎分为直立茎、缠绕茎、攀缘茎和匍匐茎四种。

2　芽及其类型

2-1　芽的构造

芽是未发育的枝条、花或花序的原始体。如果把一个叶芽纵切，可以看到以下结构（图 2-16）：

芽轴　中央轴，芽的各部分均着生其上，是未发育的茎。

生长锥　中央顶端的分生组织。

叶原基　生长锥周围的一些小突起，是叶的原始体。

幼叶　生长锥周围的大型突起，将来形成成熟的叶。

腋芽原基　生长在幼叶腋内的突起，将来形成腋芽。

鳞片　包围在芽的外面，起保护作用。

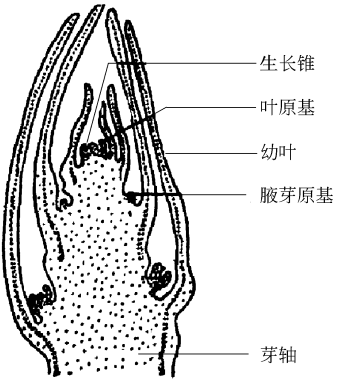


图 2-16　叶芽纵切面

2-2　芽的类型

按芽生长的位置分　在枝条上有固定的着生位置的芽称为定芽。着生在枝条顶端的定芽为顶芽，着生在叶腋的定芽

为侧芽（腋芽）。生长在老根、茎或叶上的芽称为不定芽。不定芽在植物的营养繁殖上应用广泛，在农、林、园艺工作上具有重要的意义。

按芽的结构和性质分　将来发育为枝条的芽为叶芽或枝芽，将来发育为花或花序的芽为花芽，可以同时发育成枝和花的芽为混合芽。叶芽决定着主干与侧枝的关系和数量，花芽决定着花和花序的结构、质量和开花的迟早及结果的多少。

按芽的生长状态分　分化完善能在当年生长季节萌动生长的芽为活动芽。在当年生长季节中暂不萌动，必须经过一段休眠期，甚至多年也不萌发的芽为休眠芽。

按芽鳞有无分　外面有芽鳞片保护的芽，叫鳞芽。没有芽鳞片保护的芽，叫裸芽。

3　茎的分枝

分枝是植物生长时普遍存在的现象，是植物的基本特征之一。分枝一般是由腋芽发育而来。种子植物常见的分枝方式有四种（图 2-17）。

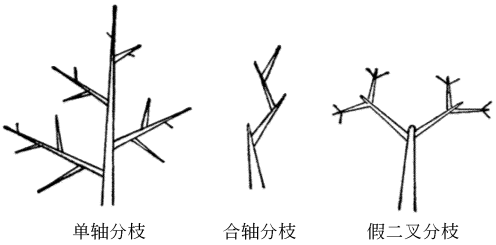


图 2-17　茎的分枝

3-1　单轴分枝

从幼苗开始，主茎顶芽活动旺盛，形成明显主干，侧芽相继展开，形成细的侧枝，侧枝以同样方式再形成次级分枝，这种分枝方式为单轴分枝。如杨、松、柏等植物的分枝。

3-2　合轴分枝

顶芽生长到一定时期，生长缓慢、停止甚至死亡，由顶芽下面的腋芽代替顶芽继续生长形成侧枝，侧枝又以同样的方式分枝，这种分枝方式称为合轴分枝。如番茄、苹果、葡萄等的分枝。

3-3　假二叉分枝

具有对生叶序的植物，主茎顶芽活动到一定时间停止生长甚至死亡，或顶芽是花芽，而顶芽下面的两个侧芽同时生长形成两个侧枝，侧枝再以同样的方式分枝，这种分枝方式称假二叉分枝。如丁香、石竹、泡桐等植物的分枝。

3-4　分蘖

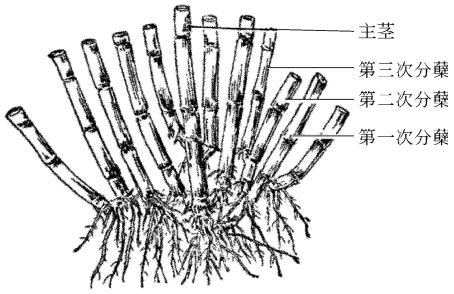


图 2-18　小麦的分蘖

分蘖是禾本科植物特殊的分枝方式。植物生长初期，茎基部节间很短、不伸长且密集在一起，这些节称为分蘖节，每个节上都有一个腋芽，当幼苗生长到一定时期，有些腋芽开始活动，迅速生长为新枝，同时在这些分蘖节上产生不定根，这种分枝方式称分蘖。如小麦、水稻等植物的分枝（图 2-18）。从主茎上长出的分蘖叫一级分蘖。由一级分蘖长出的分蘖叫二级分蘖，以此类推。能

抽穗、结实的分蘖称有效分蘖，不能抽穗或虽能抽穗但不能结实的分蘖叫无效分蘖。在生产上，一定要采取有效措施，促进有效分蘖的发生，以达到高产的目的。

4　茎的结构

4-1　双子叶植物茎的结构

4-1-1　双子叶植物茎的初生结构

由茎顶端的分生组织（生长锥），经过分裂、伸长和分化而产生的结构，为双子叶植物茎的初生结构。在横切面上，由表皮、皮层和维管柱三部分组成（图 2-19）。

表皮　表皮是位于茎最外一层的细胞，为保护组织。细胞外壁角化，形成角质层。有的植物表皮上有表皮毛，具有加强保护的作用。幼茎表皮上还有少数气孔，它是气体交换的通道。

皮层　皮层位于表皮和维管柱之间，主要由薄壁细胞组成，紧靠表皮的几层细胞常分化为厚角组织，加强了幼茎的支持作用。在厚角细胞和一些薄壁细胞中常含有叶绿体，因而幼茎常呈绿色，并能进行光合作用。水生植物茎皮层的薄壁细胞，具有发达的胞间隙，构成通气组织。有些植物茎的皮层中有分泌腔和乳汁管等分泌结构。有些植物茎的皮层细胞中含有晶体和单宁。

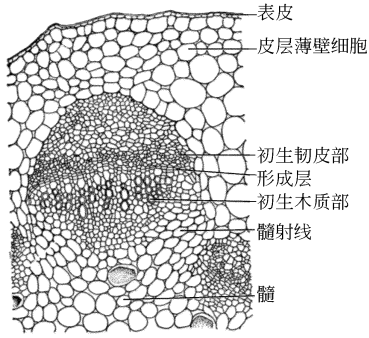


图 2-19　双子叶植物茎初生结构

维管柱　维管柱是皮层以内的所有部分。它由维管束、髓和髓射线组成，草本双子叶植物幼茎横切面上，维管束呈椭圆形。各维管束之间的距离较大，它们呈环形排列于皮层内侧。多数木本植物幼茎的维管束，彼此之间距离很小，几乎连成完整的环。维管束由初生韧皮部、形成层和初生木质部三部分组成。

髓和髓射线是维管柱内的薄壁组织。位于幼茎中央的部分称为髓，具有贮藏营养物质的作用。位于两个维管束之间，连接皮层与髓的部分，称为髓射线，具有贮藏养料和横向运输的作用。

4-1-2　双子叶植物茎的次生结构

由次生分生组织（形成层、木栓形成层）的细胞经过分裂、生长和分化而形成的结构，能够使茎加粗，这种结构称为双子叶植物茎的次生结构。

双子叶植物茎的次生结构，由外向内依次为：周皮（木栓层、木栓形成层和栓内层）、皮层（有或无）、初生韧皮部、次生韧皮部、形成层、次生木质部、初生木质部和髓等，在维管束之间有髓射线，维管束内有维管射线。

在木本植物茎的次生木质部中，常可看到一圈

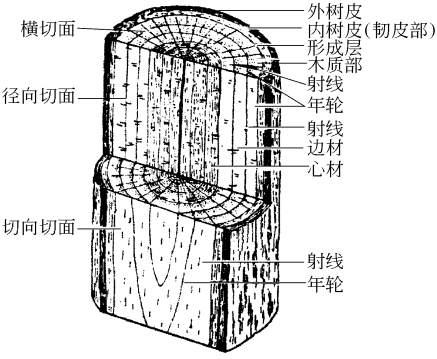


图 2-20　双子叶植物茎次生结构

圈的同心圆环，是由季节变化引起的，称为年轮（图 2-20）。

4-2　禾本科植物茎的结构

在横切面上，禾本科植物茎由表皮、基本组织和维管束三部分组成（图 2-21）。

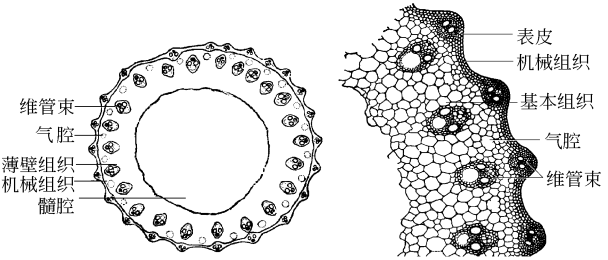


图 2-21　水稻茎横切

4-2-1　表皮

表皮是最外面的一层细胞，是保护组织。表皮上有少量的气孔，有些植物茎的表皮外面有一层蜡被。有些表皮细胞发生木栓化或硅化，硅酸盐沉积于细胞壁上的多少与茎秆的强度和对病虫害的抵抗能力有关。

4-2-2　基本组织

基本组织主要由薄壁细胞组成。紧靠表皮的几层薄壁细胞分化成波浪状分布的厚壁组织，增强了植物的抗倒伏性。玉米、高粱等茎内充满基本组织，为实心结构。水稻、小麦等茎内的中央薄壁细胞解体，形成中空的髓腔。水稻的基部节间的薄壁组织里，分布着许多大型孔隙，叫气腔。它是水稻长期生活在淹水条件下，形成的良好的通气组织。一般情况下，抗倒伏的品种，髓腔较小，茎秆壁较厚，周围机械组织发达，维管束也较多。

4-2-3　维管束

禾本科植物维管束数目很多，散生在基本组织中，每个维管束基本上由韧皮部和木质部组成，属于有限维管束。它们有两种排列方式：一类如小麦、水稻等植物，维管束排列成内、外两环。外环的维管束较小，位于近表皮的机械组织中；内环的维管束较大，位于近髓腔的薄壁组织中。另一类如玉米、高粱等，维管束散生于基本组织中，近边缘维管束较小，排列紧密，靠中央维管束较大，排列疏松。在每个维管束外面有厚壁组织组成的维管束鞘包围，增强了茎的支持作用（2-22）。

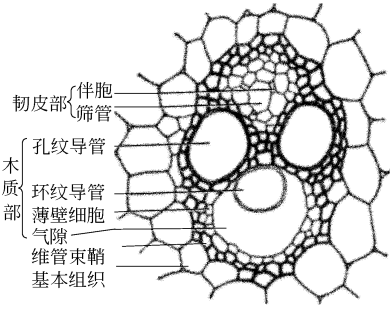


图 2-22　玉米茎一个维管束放大

5　茎的变态

茎的变态类型很多，按所处位置可分为地下茎的变态和地上茎的变态两大类。

5-1　地下茎的变态

地下茎的形态结构虽然发生明显的变化，转变为贮藏或营养繁殖的器官，但仍具有茎的基本特征。常见的有以下几种类型：

5-1-1　根状茎

生长在地下，与根相似的茎，如芦苇、莲、姜、竹等。根状茎可存活一到数年，而且繁殖能力很强，若被切断，腋芽可再生为新株，所以，具有这些变态茎的杂草往往很难除尽。姜的根状茎，肉质肥厚，贮藏大量的营养物质，莲的根状茎即为莲藕，其中有发达的气道与叶相通（图 2-23）。

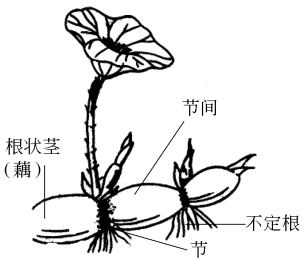


图 2-23　莲的根状茎

5-1-2　块茎

马铃薯的薯块是由地下茎的顶端膨大而成的最常见的一种块茎。块茎的顶端有顶芽，四周有许多呈螺旋状排列的芽眼，每个芽眼内有 2～3 个芽，每个芽眼所在位置实际上相当于茎中的节，在螺旋线上相邻的两个芽眼之间的部分即为节间。块茎实际上是节间缩短的变态茎（图 2-24）。

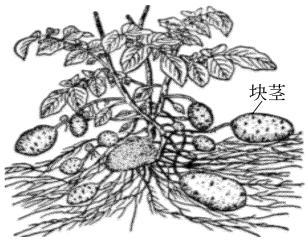


图 2-24　马铃薯的块茎

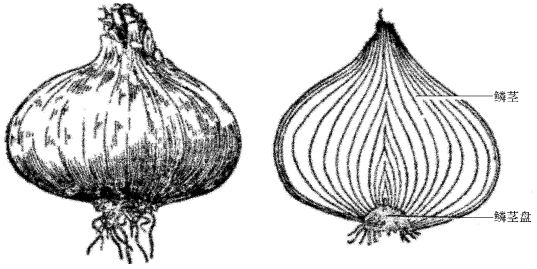


图 2-25　洋葱的鳞茎

5-1-3　鳞茎

鳞茎是单子叶植物中常见的地下变态茎。如洋葱、大蒜、水仙、百合等。洋葱鳞茎最中央部分为一个扁平而节间极短的鳞茎盘，其上生有顶芽，将来发育为花序。鳞茎盘上生有许多肉质肥厚的鳞叶，贮藏大量营养物质，在肉质鳞叶外有几层膜质的鳞叶起保护作用。鳞茎盘下端可产生不定根，用于营养繁殖（图 2-25）。

5-1-4　球茎

球茎是肥而短的呈球形的地下茎。如荸荠、慈姑的球茎，由长入土中纤匍枝顶端发育而成；芋的球茎由基部发育而成。球茎顶端有粗壮的顶芽，有时还有幼嫩的绿叶生于其上。球茎的节和节间明显，节上有干膜状的鳞叶和腋芽。球茎内贮藏有大量的营养物质，为特殊的营养繁殖器官（图 2-26）。

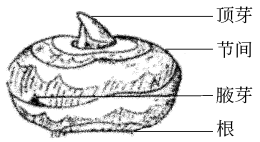


图 2-26　球茎

5-2　地上茎的变态

植物地上茎的变态类型很多，通常有以下几种：

5-2-1　肉质茎

肉质茎肥厚多汁，常为绿色，不仅可以贮藏大量的水和养料，还可以进行光合作用，具有极强的营养繁殖能力。许多仙人掌科植物具有这种变态茎（图2-27）。

5-2-2　匍匐茎

有些植物如草莓和蛇莓的部分地上茎细长，匍匐地面而生，并在节上长出不定根，由此可形成独立的植株，借此进行营养繁殖（图2-28）。

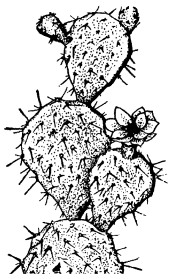


图2-27　肉质茎

图2-28　匍匐茎

图2-29　叶状茎

5-2-3　叶状茎（叶养枝）

有些植物如假叶树和竹节蓼，叶子退化或早落，茎呈扁平进行光合作用，这种茎称为叶状茎（图2-29）。

5-2-4　茎卷须

有些藤本植物的部分枝条变成卷须，以适应攀援生长。茎卷须通常发生在叶腋上，其上不生叶片，如南瓜、葡萄等植物（图2-30）。

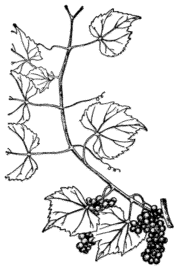


图2-30　茎卷须

图2-31　茎刺

5-2-5　茎刺

有些植物如柑橘和山楂的部分枝条转变为刺，它是由腋芽发育而成的，具有保护作用（图2-31）。

复习思考题

1　名词解释：

叶痕　叶迹　芽鳞痕　节与节间　枝条　叶芽　花芽　混合芽

2　双子叶植物茎的初生结构由哪几部分组成？各有什么作用？

3　禾本科植物茎由哪几部分组成？各有什么功能？

4　茎有哪些变态类型？变态后有什么功能？

奇异的产米树

我们都知道，大米是水稻种子（果实）脱壳后的产品。你是否知道在菲律宾、印度尼西亚有一种大“米”是树上生产的，这种树叫做董棕，是一种棕榈植物。董棕形状像椰子树，树高十多米，树干直径二十多厘米，每棵树可产“米”二百余斤，大约五棵树抵得上一亩稻田的产量。这种“米”并不是真正的大米，人们管它叫西谷米，可作粮食用。董棕是怎样产“米”的呢？董棕的树干贮藏有大量的淀粉类物质，树木成年后，只要把树砍倒，把树干纵向劈开，就可取出其中的淀粉来。把这种淀粉放入清水中沉淀、晒干，再加工成均匀、洁白、像大米一样的颗粒，就是世界闻名的西谷米。

第四节　植物的叶

叶是植物重要的营养器官，叶的主要生理机能：一是光合作用，利用二氧化碳和水合成有机物，供植物生长发育的需要；二是蒸腾作用，利用蒸腾作用带动植物体内的水分循环，保证植物营养物质的吸收和运输。此外，叶还有吸收、繁殖和气体交换等功能。

1　叶的形态

1-1　叶的组成

双子叶植物的完全叶由叶片、叶柄和托叶三部分组成，缺少其中一部分或两部分的为不完全叶（图2-32）。禾本科植物的叶由叶片、叶鞘、叶舌和叶耳组成（图2-33）。根据叶舌、叶耳的形状、大小和有无可以识别植物。

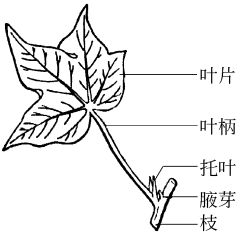


图 2-32　完全叶的形态

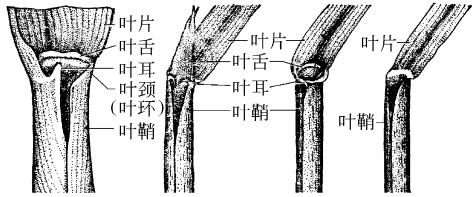


图 2-33　禾本科植物叶的形态

1-2　叶的形态（见实训）

植物的不同种类，叶片的形状、叶缘及叶脉的类型各不相同，这些都可以作为分类的主要依据。

叶有单叶和复叶（三出、掌状、羽状和单身）两种类型。

叶在茎上排列的方式，叫叶序。叶序可分为互生、对生、轮生和簇生四种类型。

2　叶的结构

2-1　双子叶植物叶片的结构

双子叶植物叶片由表皮、叶肉和叶脉三部分组成（图 2-34）。

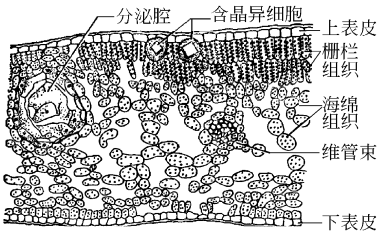


图 2-34　双子叶植物叶片结构

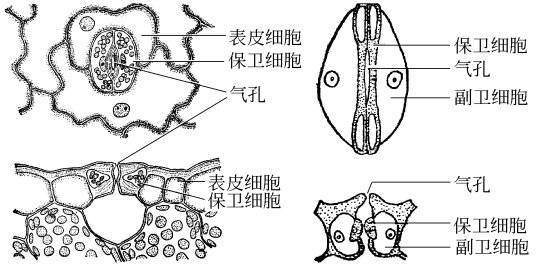


图 2-35　植物气孔结构
左：双子叶　右：禾本科

2-1-1　表皮

表皮分布在整个叶片的外表，分为上表皮和下表皮，一般由一层扁平而排列紧密的活细胞组成。表皮上常有表皮毛、气孔和水孔等结构。气孔是由两个肾形的保卫细胞围合而成的小孔，可以自动调节开闭，是植物与外界环境之间进行气体交换和水分蒸腾的孔道（图 2-35）。

2-1-2　叶肉

叶肉位于上、下表皮之间，叶肉细胞内含有大量的叶绿体，是植物进行光合作用的主要部分。

多数植物的叶肉细胞分化为栅栏组织和海绵组织。栅栏组织靠近上表皮，是由一些排列较紧密的长圆柱状细胞组成，主要进行光合作用。而海绵组织靠近下表皮，是由一些排列较疏松的不规则形细胞组成，胞间隙发达，主要进行气体交换，也能进行光合作用。

大多数双子叶植物叶片具有明显的背、腹面之分，称为两面叶。

2-1-3　叶脉

叶肉的维管束为叶脉。叶脉分布在叶肉组织中。其中粗大的主脉由木质部和韧皮部组成，木质部在上方，韧皮部在下方，中间有微小的形成层，形成层活动时间很短，因而，双子叶植物叶片增厚有限。叶脉的主要功能是起输导和支持作用。

2-2　禾本科植物叶片的结构

禾本科植物叶片由表皮、叶肉和叶脉三部分组成，但与双子叶植物相比，各部分都有其特殊性（图 2-36）。

2-2-1　表皮

表皮由一层排列紧密的活细胞组成，细胞的外壁含有角质和硅质。从横切面上看，在上表皮上具有许多呈扇形排列的泡状细胞（运动细胞），当外界环境发生变化时，这些细胞可以通过失水和吸水来调节叶片的生存状态，从而使植物适应环境。气孔是由两个哑铃形的保卫细胞组成，在保卫细胞两旁还有一对近似半月形的副卫细胞。

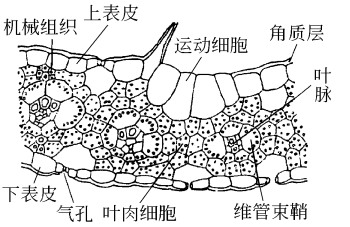


图 2-36　禾本叶植物叶片结构

2-2-2　叶肉

禾本科植物的叶片无栅栏组织和海绵组织的分化。无背、腹面之分，称为等面叶。如水稻、小麦等。叶肉细胞形状不规则，胞间隙小，细胞壁向内皱褶，形成“峰、谷、腰、环”的结构，这样有利于较多的叶绿体排列在细胞边缘，增大光合面积，增强了植物的光合作用（图 2-37）。

2-2-3　叶脉

主脉由木质部和韧皮部组成，无形成层。维管束鞘有两种类型：一类是由单层薄壁细胞组成，如玉米、高粱等；另一类由两层细胞组成，外层为含叶绿体的薄壁细胞，内层为厚壁细胞，如大麦、小麦等。

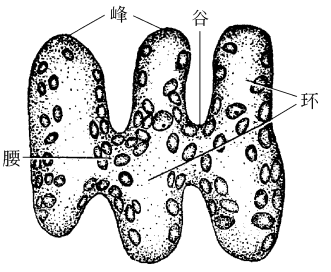


图 2-37　禾本科植物叶肉细胞特点

3　叶的变态

植物适应不同的生长环境，叶的变态有鳞叶、叶卷须、苞叶、叶刺和叶捕虫器等（图 2-38）。

鳞叶　叶特化或退化成鳞片状，如木本植物保护芽的芽鳞，根茎、球茎节上的膜质鳞叶，包围在鳞茎盘上贮藏养料的肉质鳞叶等。

叶卷须　由叶的一部分变成卷须状，具有攀援作用，如豌豆的卷须。

苞叶（苞片）　生在花下面的变态叶，称为苞片。苞片很多而聚生在花序外围的，称为总苞。

图 2-38　植物叶的变态

如玉米和菊科植物，苞片和总苞主要具有保护花芽和果实作用。

叶刺　叶片或托叶特化为刺状，称为叶刺。具有自身保护和减少水分蒸腾的作用。仙人掌、刺槐等植物的刺就是叶刺。

动脑筋
生长于不同环境中的植物叶子的形态特点是不同的，为什么？

叶捕虫器　食虫植物的叶子变成适宜于捕食昆虫的特殊结构。猪笼草叶子的叶柄基部形成扁平的假叶状，中部细长如卷须，上部成瓶状，叶片生于瓶口成一小盖覆于其上。瓶内壁上长有倒生的刺毛，小虫一旦落入瓶内，便很难逃脱。瓶内底部生有腺体，能分泌消化液，将落入的昆虫慢慢消化吸收。

复习思考题

1　何谓完全叶与不完全叶？
2　禾本科植物叶的形态和构造有何特点？
3　双子叶植物叶片的构造由哪几部分组成？各部分有什么功能？
4　叶有哪些变态类型？变态后各有什么功能？

莲中之王——王莲

在拉丁美洲的亚马孙河流域，生长着世界上最大的莲花，名叫王莲。王莲的叶子很大，直径有 2 m 多，叶面能承受 40～70 kg 的重量，小孩坐在上面，就像乘小船一样。王莲无论是花还是叶，都是莲中之冠。它与普通莲花不同，虽然有花，有莲蓬，但根部却不长藕。它的根与玉米相似，种子也很像玉米的种子，富含淀粉，因而原产地的人们称它为水中玉米，它的种子是印第安人的食品之一。

王莲是世界著名的观赏植物，许多国家的著名公园都有种植。我国于 1963 年引种成功，南方多种植在露天池塘里，而北方则须种在暖房里。

莲花是我国普遍的观赏花卉，莲花种子的寿命很长，我国就发现了千年莲子发芽、开花

的事情。新中国成立初期，我国在辽东半岛新金县泡子屯（辽宁省普兰店市）的干涸池塘里，挖掘出一批古莲子。它们埋藏在距地表一二米深的泥层里，经用^{14}C同位素测定证明，它距今大约已有千年的历史。科技人员钳去莲子两端各1 mm，给以足够水分，在恒温20 ℃的条件下，两天之后裂开了嘴，三天后吐出了嫩绿的新芽，发芽率高达96%。1953年它们开了新花，现在，古莲花已成为普兰店市的重要景观之一。

为什么古莲子寿命这样长？因为它长期埋于地下，含水量低、呼吸缓慢，又有适量的气体。莲子外表皮坚硬的栅栏层间，横向贯穿有一条明线，起着防止水分和空气渗入或丧失的作用。同时，由于莲子内有一小气室贮存有氧气、二氧化碳和氮气，所以寿命较长。

第五节　植物的花、果实和种子

花、果实和种子是植物的生殖器官，它们的主要功能是繁殖后代。被子植物在整个生长发育过程中，光合作用所积累的物质，除供营养生长外，主要用于果实和种子的形成。通过果实和种子的传播，在适宜的条件下，种子发育成新的植株。植物借助于生殖，种族得以延续和发展。

1　植物的花

1-1　植物花的组成

1-1-1　双子叶植物花的组成

花是植物重要的生殖器官。典型的花通常由花柄、花托、花萼、花冠、雄蕊和雌蕊组成（图2-39）。一朵花中具有上述六部分的称完全花，缺少其中之一的为不完全花。花柄和花托是茎的变态，花萼、花冠、雄蕊和雌蕊是叶的变态，所以花是适应于有性生殖的变态短枝。雄蕊由花药和花丝组成，雌蕊由柱头、花柱和子房组成。其中花被（花萼与花冠的总称）数目及排列方式、雄蕊的数目及类型、雌蕊的数目及离合等是鉴别植物的主要标志。

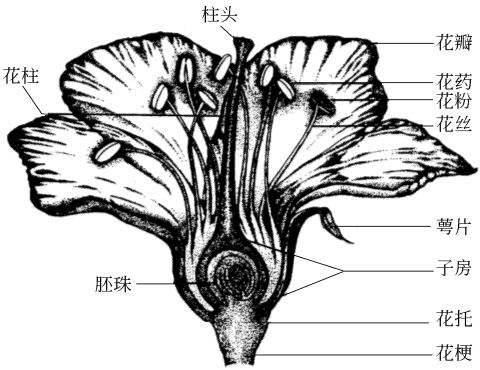


图2-39　典型花的组成

1-1-2　禾本科植物花的组成

水稻、小麦、玉米等禾科植物花与一般双子叶植物花的组成不同。禾本科植物的花通常由2枚秕片、2枚浆片、3～6枚雄蕊和1枚雌蕊组成。秕片位于花的最外面，外秕中脉显著，延长成芒。开花时浆片吸水膨胀，将内、外秕片撑开，

使花药和羽毛状柱头露出，以适应于风力传粉。禾本科植物通常由一至数朵小花与一对颖片组成小穗，再由许多小穗集合成为不同的花序（穗）类型（图 2-40）。

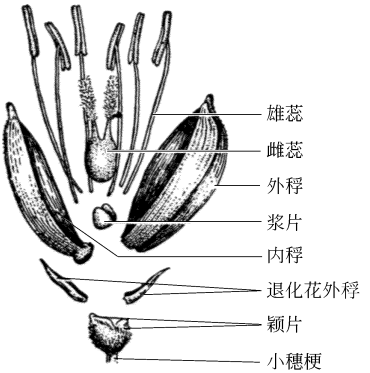


图 2-40　水稻花的组成

1-2　雄蕊和雌蕊的结构

雄蕊由花药和花丝组成。花药在横切面上呈蝶形，一般由四个花粉囊组成，囊内有许多花粉粒，每个成熟的花粉粒内含有一个营养核和两个精子，它们均为单倍体（图 2-41）。

雌蕊由柱头、花柱和子房组成。子房内着生有胚珠，成熟胚珠由珠心、珠被、珠孔、珠柄、合点和胚囊组成。胚囊中含三个反足细胞、两个极核（中央细胞）、两个助细胞和一个卵细胞，均为单倍体（图 2-41）。

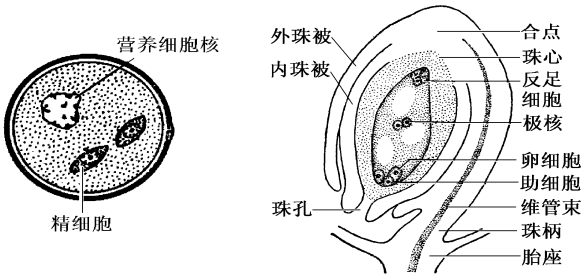


图 2-41　成熟花粉粒（左）和成熟胚珠（右）结构

2　植物的种子和果实

当花粉粒和胚囊（或其中之一）成熟时，花被展开，雄蕊和雌蕊暴露出来，完成开花过程。通过自花或异花传粉，成熟花粉粒落到了雌蕊的柱头上，通过识别反应，亲和的花粉粒萌发，形成花粉管进入柱头，穿过花柱到达并进入子房，此时营养核已解体，两个精子进入胚囊，一个精子与卵细胞结合，成为合子（受精卵），合子将来发育成为胚。另一个精子与两个极核（中央细胞）结合，形成初生胚乳核，将来发育成为胚乳。花粉管中的两个精子分别和卵细胞及极核融合的过程，称为双受精作用。通过双受精作用，既保证了植物遗传的稳定性，又使植物生活力强、适应性广、子代变异性大。

2-1　植物的果实

受精作用完成后，花器官多数枯萎、脱落，而子房却不断生长、膨大，外面的子房壁发育成果皮，最后形成果实。这种单纯由子房发育而成的果实，称为真果。真果的结构较简单，一般由外

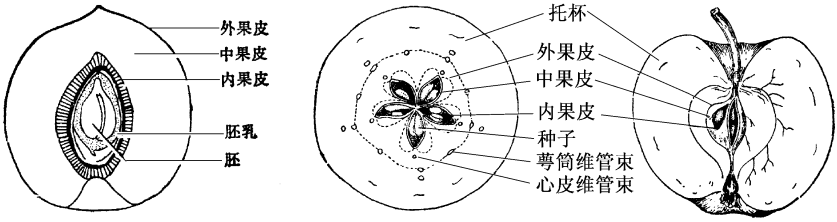


图 2-42　真果 (左: 桃) 和假果 (右: 苹果) 的结构

果皮、中果皮和内果皮组成，如桃、大豆等果实。还有一些果实，除子房外，花托、花萼甚至整个花序都参与果实的形成和发育，这种果实称为假果，如梨、苹果、瓜类等果实 (图 2-42)。

2-2　植物的种子

受精后，受精卵发育成为胚，初生胚乳核发育成为胚乳，珠被发育成为种皮，整个胚珠发育成为一粒种子。虽然不同植物种子的大小、形状、颜色各不相同，但其基本结构是一致的，一般由种皮、胚和胚乳组成 (表 2-1)。

表 2-1　植物种子的基本结构

种　皮	保护作用，常为内外两层，其上有种孔和种脐	
胚	胚芽	一般由生长点和幼叶构成
	胚轴	是连接胚芽、胚根和子叶的轴 (包括上胚轴和下胚轴)
	胚根	由生长点和根冠组成
	子叶	双子叶植物的胚有两片子叶，单子叶植物的胚有一片子叶，有的植物胚为多子叶
胚　乳	贮藏营养物质的组织 (无胚乳种子在种子形成前营养转移到子叶中)	

种子具有一片子叶的植物，称单子叶植物；种子具有两片子叶的植物，称双子叶植物。根据种子的构造不同，通常把种子分为双子叶植物有胚乳种子 (图 2-43)、双子叶植物无胚乳种子 (图 2-44)、单子叶植物有胚乳种子 (图 2-45) 和单子叶植物无胚乳种子四种类型。

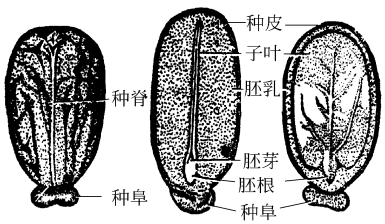


图 2-43　双子叶有胚乳种子 (蓖麻)

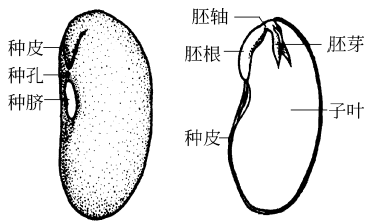


图 2-44　双子叶无胚乳种子 (菜豆)

发育正常的种子，在充足的水分、适宜的温度和足够的氧气条件下，开始萌发，种子萌发的过程是胚生长发育的过程，胚乳或子叶中的营养物质供胚生长利用。胚生长过程中，首先是胚根突

破种皮形成主根，由主根再形成侧根。同时，胚轴和胚芽突破种皮，形成茎和叶，由胚长成的幼小植物体，称为幼苗。子叶伸出土面的幼苗，称为子叶出土幼苗（大豆、瓜类、苹果等）；子叶留在土中的幼苗，称为子叶留土幼苗（玉米、高粱、豌豆等）。子叶能否出土，主要取决于胚轴生长的特性。从子叶着生处到第一片真叶之间的一段胚轴，称为上胚轴；子叶着生处至根之间的一段胚轴，称为下胚轴。下胚轴能否伸长，决定于子叶能否出土。

一般来说，子叶出土幼苗（图 2-46），播种要浅一些，但也要看下胚轴的顶土能力和种子中所含脂肪的多少。子叶留土幼苗（图 2-47），一般出土时阻力较大，可适当深播，以利幼苗扎根、防冻和抗旱。但是不管哪一种幼苗，都不能播种过深，否则就使胚轴过于伸长，消耗较多的养料，幼苗不易出土，易形成弱苗，甚至不能出苗。

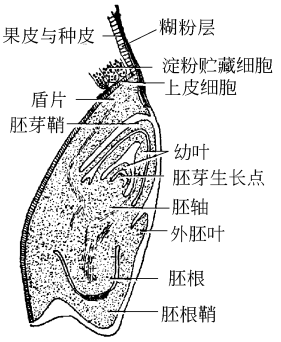


图 2-45　单子叶有胚乳种子（小麦胚）

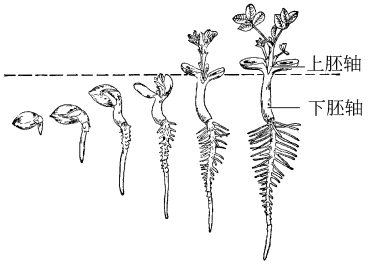


图 2-46　子叶出土幼苗

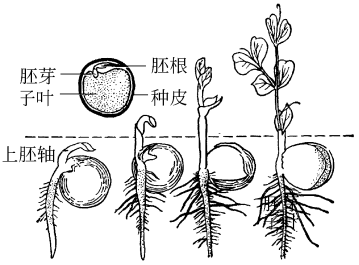


图 2-47　子叶留土幼苗

复习思考题

1　解剖一朵典型的花，指出是由哪几部分组成的？

2　说明禾本科植物花的构造特点。

3　什么叫双受精作用？说明双受精作用的优越性。

4　简述种子的结构。

5　种子分为哪几种类型，各有什么特点？

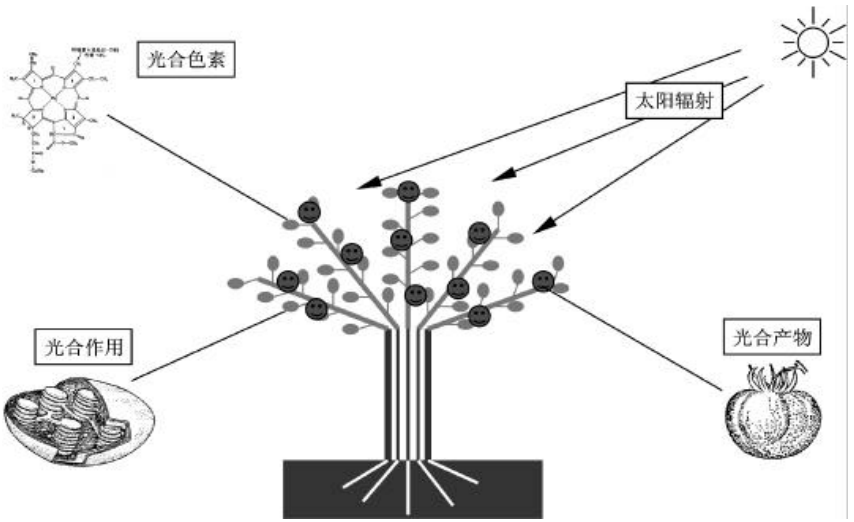
形态、结构、功能相同并具有同一起源的细胞群称为组织，组织包括分生组织（顶端分生组织、侧生分生组织、居间分生组织）和成熟组织（保护组织、基本组织、机械组织、输导组织和分泌组织）两大类。各种组织都具有一定的分布规律和生理机能，不同组织相互配合、相互依赖，保证植物各种生理机能的正常进行。

植物体的器官是由多种组织构成的,每一器官都行使一定的生理机能。根、茎、叶属于营养器官,它们共同担负着植物的营养生长。花、果实、种子属于生殖器官,它们共同担负着繁殖后代的作用。

根主要起固定和吸收的作用,有主根、侧根和不定根之分。根由表皮、皮层和维管柱组成,在内皮层上具有凯氏带,凯氏带对进入根内的物质具有严格的选择性和调控作用。茎主要起输导和支持作用,芽是未发育的枝条、花或花序的原始体,茎由表皮、皮层和维管柱组成。叶主要是进行光合作用和蒸腾作用,由表皮、叶肉和叶脉三部分组成,双子叶植物的叶为两面叶,单子叶植物的叶为等面叶。植物的营养器官由于长期适应周围环境,使器官在形态结构和生理机能上发生变化,形成各种变态类型。

植物的输导组织起着体内物质运输的作用,遍布植物体内各个部位,组成维管系统。

第三章　光 合 作 用



目的要求：了解光合作用原理，明确光合色素的种类、结构及作用特点、掌握光合作用的影响因素，懂得通过提高光能利用率增加作物产量的方法。

学习要点：光合作用的概念、原理，光反应、暗反应，光合色素，光合磷酸化，太阳辐射、太阳光谱，影响光合作用的因素及提高光合利用率的方法。

技能培训：叶绿素的测定技术，光合强度的测定技术。

植物区别于动物的特征之一就是植物不需摄取现成的有机物，而是通过它的根、茎、叶乃至整个植物体从环境中吸收水、二氧化碳、矿质元素和太阳光能，利用体内特定的生理过程，把这些无机物转化为有机物，变成自身的营养物质。绿色植物利用太阳光能，把 CO_2 和 H_2O 同化为有机物，释放 O_2，同时贮存能量的过程称光合作用，亦称碳素同化作用。光合作用为生命活动提供氧气和食物，为人类和动物提供生存的基础，光合作用是地球上一切生命存在、繁荣和发展的根本源泉。

第一节　太阳辐射与光

人类歌颂太阳，感谢它给人类带来光明和温暖。人类赞美太阳，更感谢它给万物带来了生命。万物生长靠太阳，太阳是整个太阳系的核心，也是地球上各种生物能量的最终来源。太阳是一个炽热的天体，它每时每刻都在不停地向宇宙空间发射能量。

1 太阳辐射

太阳以电磁波或粒子形式向外放射的能量叫太阳辐射。按电磁波波长的不同，太阳辐射分为无线电辐射、红外线辐射、可见光辐射、紫外线辐射、X 射线辐射和 γ 射线辐射等。太阳辐射的主要波长范围在 150～4000 nm。由于太阳辐射的波长比地面和大气辐射的波长短得多，所以人们习惯上把太阳辐射称为短波辐射，其中对地球生物影响最大的是可见光辐射和紫外线辐射，能够被叶绿素吸收的各种波长的太阳辐射又称为生理辐射。

当太阳斜射到水平面上时，该水平面上所得到的太阳辐射能的多少，便决定于太阳辐射在水平面上的投射角——太阳高度角（h）。水平面上所接受的太阳辐射能量（I）与太阳高度角成正比。正午时 h 最大，所以 I 值也最大，地面温度也就比较高。日出和日落时 h 最小，所以 I 值也最小，地面温度也就比较小（图 3-1）。在农业生产上虽无法改变太阳高度角，但若改变地面坡度就相当于改变了太阳高度角。在一定条件下，地面坡度越大，地面获得太阳辐射能就越多，温度就越高。所以，山的南坡热量资源总是高于平地，其道理也就在此。我国冬季北方地区应用的阳畦、冷床、日光温室其塑料薄膜向南倾斜都是对太阳辐射能利用的典型事例，已经取得了明显的经济效益和社会效益。

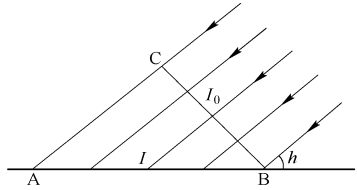


图 3-1　水平面上的太阳辐射

2 太阳光谱

太阳光是一种自然光，它由各种不同波长的光所构成（图 3-2）。太阳辐射能随波长的分布，称为太阳辐射光谱。波长在 390～760 nm 的光为可见光，波长小于 390 nm 的光为紫外光（紫外线），波长大于 760 nm 的光为红外光（红外线）。不同波长的光其能量不同，它们对植物的生长发育起着不同的作用。

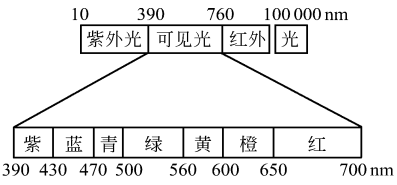


图 3-2　太阳光谱示意图

红外线具有热效应，供植物生长发育所需热量，植物吸收的红外线主要通过蒸腾耗热与叶面

辐射而全部损失掉。紫外线波长较短的部分能抑制植物生长，波长较长的部分对植物有刺激作用，可促进种子的发芽和果实的成熟，并能提高蛋白质和维生素的含量。果实成熟期间，增加紫外线和紫光含量，向阳的果实比较香甜而且产量高。紫外线和紫光不易透过普通的玻璃，但可以透过塑料薄膜，这是紫光膜在生产上广泛应用的原因。

对植物的生长发育起着主要作用的是可见光，可见光是复合光，它是由红、橙、黄、绿、青、蓝、紫七种单色光混合而成的。太阳光照射在物体上，光被物体吸收一部分，余下的光反射出来，反射光的颜色就是我们见到的物体的颜色。可见光中被绿色植物吸收最多的是红橙光和蓝紫光，红橙光有利于糖类的积累，蓝紫光促进蛋白质与非糖类的积累。

不同植物对光谱的要求和反应不同。水稻、小麦、玉米等在红橙光的照射下，能迅速生长发育，而且早熟。黄瓜在红橙光长期照射下，植株营养少，产量低；在蓝紫光照射下，则能形成大量的干物质，产量高。在夜间用强的红色闪光打破黑暗，可以诱导长日照植物提前开花，抑制短日照植物开花。用浅蓝色塑料薄膜覆盖水稻育苗，其秧苗比用无色的薄膜覆盖的健壮，这是因为浅蓝色薄膜能通过蓝紫光的缘故。

动脑筋

大多数植物为什么是绿色的？

复习思考题

1　什么叫光合作用？光合作用有什么意义？

2　什么是太阳辐射？太阳辐射按波长分为哪些类型？

3　自然界中，山区阳坡的温度总高于阴坡的温度，为什么？

4　物质的颜色与光之间是什么关系？

世界国花知多少

中华民族的象征——梅花。梅花不畏严寒、傲霜斗雪的精神及清雅高洁的形象，是中华民族的象征，历来为中国人民所尊崇。梅花与坚忍不拔的苍松、婀娜多姿的翠竹并称为“岁寒三友”；梅、兰、竹、菊“四君子”以梅为首。

英、美国花——玫瑰。英国人和美国人习惯把色彩艳丽、芳香浓郁的玫瑰看作“友谊之花”和“爱情之花”，往往把玫瑰花作为高尚馈赠的礼物，情人们更以互赠玫瑰表达爱情。两国人民还把玫瑰花比作花中皇后。把玫瑰定为国花的国家，欧洲还有卢森堡和保加利亚，中亚还有伊朗、伊拉克和叙利亚。伊朗的玫瑰、石油和地毯并称为“伊朗三宝”。

日本国花——樱花。樱花是日本民族的骄傲，它同雄伟的富士山一样，是勤劳、勇敢、智慧的象征。每年的三月十五日，是日本的樱花节。樱花与日本人民的生产、生活和感情融合在一起：花开花落，预告着春播、秋收时令的到来；樱汁、樱叶、樱花、樱木，是常见的药材、食品、家具和木雕的上好原料。

荷兰国花——郁金香。西欧花园——荷兰，素被称为“郁金香之国”。郁金香与风车、奶酪、木鞋并称“荷兰四宝”。荷兰人民一直把它作为美丽、华贵、庄严的象征。郁金香原产

我国青藏高原，16 世纪传到欧洲，从此郁金香风靡欧洲。荷兰人把郁金香当作黄金，以拥有这种花的多少，作为自己财富的标志。

菲律宾国花——茉莉。亚洲的两个国家——菲律宾和印度尼西亚，都把茉莉定为国花。菲律宾人民把它视为纯洁、热情的象征，称它为友谊之花、爱情之花。印度尼西亚人民爱茉莉如爱家珍，家家都有茉莉花。有些妇女把茉莉放在小篮子里，挂于蚊帐中，连睡梦都充满着浓郁的香甜味。

德国国花——矢车菊。矢车菊以其清丽的色彩、美丽的花形、芬芳的气息、顽强的生命力博得了德国人民的赞美和喜爱，因此被奉为国花。

法国国花——鸢尾。巴黎是世界著名的花都，每年要举行一次世界花卉展览，各种奇花争芳斗艳。但法国人只把白色的鸢尾花作为光明、纯洁、庄严的象征，认为它能体现法兰西民族自由、乐观和光明磊落的精神，因此法国把白色的佛罗伦萨鸢尾定为国花。在法国的国徽上，从 12 世纪起，就绘有鸢尾的图案。

另外，泰国的国花是睡莲，意大利国花为雏菊，墨西哥以大丽花作为国花，而澳大利亚的国花则是金合欢。

第二节　光合色素

绿色植物为什么能进行光合作用呢？绿色植物的细胞中存在一种特殊的细胞器——叶绿体，叶绿体中存在着能进行光合作用的化学活性物质——光合色素。叶绿体是植物进行光合作用的场所，从鲜叶中分离出来的叶绿体，在适当的介质和条件下，可以完成光合作用的全过程。

1 叶绿体的基本结构

高等植物的叶绿体一般呈圆盘形或椭圆盘形，直径 3～6 μm，厚 2～3 μm，每个细胞约含有 20～200 个叶绿体，主要集中在叶肉栅栏组织细胞中。高等植物的叶绿体结构极为复杂和精细，叶绿体的外部是由两层单位膜围成的被膜，被膜以内是透明的基质，基质里悬浮着粒状结构，叫基粒。基粒由类囊体垛叠而成，类囊体是由单层单位膜围成的扁平具穿孔的小囊，组成基粒的类囊体叫基粒片层，连接基粒的类囊体叫基质片层（图 3-3）。构成类囊体的单位膜上分布有大量的光合色素，是光能的吸收与转化的主要部位，所以类囊体膜也称光合膜。基质片层与基粒片层相连，使各类囊体之间相互沟通，利于光能的吸收与转化，也促进了物质代谢的进程和光合产物的转运。

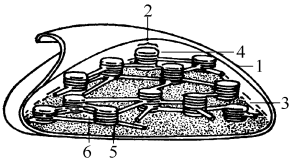


图 3-3　叶绿体结构示意图
1—被膜 2—基粒 3—基质 4—类囊体 5—基粒片层 6—基质片层

在叶绿体内约含有 75%的水分，干物质中蛋白质约占 30%～

45%，脂质约占 20%～40%，是光合膜的主要成分。各种色素约占 10%，是光合作用的主体。镁、铁、铜、锌、锰、磷、钾和钙等元素约占 10%，其中以镁含量最高。叶绿体中还存在有贮藏的糖类和 A、E、K、D 等维生素。叶绿体的基质内含有光合磷酸化和 CO_2 固定、还原等众多的酶系统及担任电子传递功能的细胞色素、质体醌、NAD^+、$NADP^+$、DNA 和 RNA 等，具有核糖体和蛋白质合成的全套完整系统。叶绿体是合成有机物的重要场所，也是细胞中代谢活动的活跃场所。

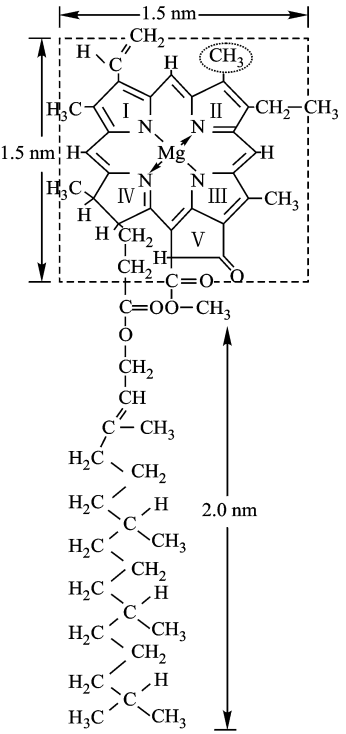


图 3–4　叶绿素分子结构

2 光合色素

光合色素是绿色植物进行光合作用的化学活性物质，高等植物叶绿体含有的光合色素主要有两大类：叶绿素和类胡萝卜素。叶绿素共有 a、b、c 和 d 共 4 种。叶绿素分子主要结构部分是卟啉环，它是由 4 个吡咯环经 4 个甲烯基连接而成的大环，Mg 原子位于卟啉环的中央，4 个 N 原子围绕在周围。另有一个含羧基和羰基的副环，羧基以酯键和甲醇结合，叶绿醇则以酯键与在第Ⅳ吡咯环侧链上的丙酸相结合（图 3–4）。叶绿素分子中含有双键，因而具有吸光性，叶绿素分子的吸收光谱是红光部分（640～660 nm）和蓝紫光部分（430～450 nm）。由于叶绿素对绿色吸收最少，所以叶绿素溶液呈现绿色，叶片绿色亦是这个道理。类胡萝卜素包括胡萝卜素和叶黄素，胡萝卜素能够吸收光能，也能对叶绿素起保护作用。秋天，叶绿素被破坏，叶黄素显露出来，这是叶子变黄的主要原因。

3 影响叶绿素形成的环境因素

影响叶绿素形成的环境因素主要有光照、温度、营养元素、氧气和水分。光照是影响叶绿素形成的主要因素，叶绿素形成过程中的一些中间产物必须在光照下才能形成，这是黑暗中形成黄化幼苗的主要原因。叶绿素的形成是一个酶促反应过程，温度主要影响酶的活性，叶绿素合成的最低温度 2～4 ℃，最适温度 30 ℃，最高温度 40 ℃。温度不适抑制酶的活性，也就抑制了叶绿素的合成。营养元素 N、Mg 是叶绿素分子的重要组成成分，Fe、Cu、Zn、Mn 对叶绿素合成具有催化作用，营养元素缺乏时叶绿素不能形成，生产上常出现缺绿症状。叶绿素的合成与有氧代谢是相联系的，氧气是植物有氧呼吸的必要条件，氧气缺乏呼吸作用减弱，能量供应不足同样不能形成叶绿素。水则是一切生命活动的介质，干旱缺水不仅叶绿素的形成受到抑制，而且原有的叶绿素也会受到破坏，干旱条件下植物失水最先出现的症状就是叶片失绿变黄。植物体内叶绿素代谢合成和分解过程是同时进行的，环境条件不适合，叶绿素合成受阻，而叶绿

> 动脑筋
> 韭黄是如何形成的？

素分解照常,叶绿素破坏,茎叶变黄,光合作用受阻。

复习思考题

1　画图说明叶绿体的结构特点及在光合作用中的作用。
2　简要说明光合色素的种类及功能。
3　秋天植物叶片由绿变黄或变红,为什么?
4　缺水也能引起植物叶片变黄,说明其可能的原因。

植物的变性

在美国生长着一种叫做印度天南星的有趣植物,它四季常绿,在长达15~20年的生长期中总是不断地改变着自己的性别,从雌性变为雄性,又从雄性变为雌性。

印度天南星为什么会出现这种现象呢?据一些科学家研究发现,中等大小的印度天南星通常只有一片叶子,开雄花。大一点的有两片叶子,开雌花。而在更小的时候,它没有花是中性的,以后既能转变为雄性,也能转变为雌性。经进一步的观察,他们发现,当印度天南星长得肥大时,就变成雌性;当植物长得瘦小时又变成雄性。所以他们认为印度天南星的性变生理是植物"节省"能量、生存应变的策略。

原来,植物像动物一样,雌性植物产生后代所需要的能量远比雄性植物产生精子所需要的能量要多。印度天南星的种子比较大,消耗的能量比一般植物更多。如果年年结果,能量和营养都会入不抵出,结果会使植物越来越瘦小,甚至因营养不良而死去。所以,只有长得壮实肥大的植物才变成雌性,开花结果。结果后,植物瘦弱了,就转变为雄性,这样可以大大节省能量和营养。经过一年的"休养"等到它们恢复了元气,再变成雌性,再开花结果。

有趣的是,这种植物不仅依靠性变来繁殖后代,还利用性变来适应不良的环境。植物学家发现,当动物吃掉印度天南星的叶子,或大树长期挡住它们的光线时,印度天南星也会变成雄性。直到这种不良环境消失后,它们才变成雌性,繁殖后代。

第三节　光合作用的机制

光合作用是一系列光化学、光物理和生物化学转变的复杂过程。光合作用必须在有光的条件下才能进行,但并不是光合作用的每一步骤都需要光。光合作用总体来说分两步进行,第一步需要光,称光反应,它通过原初反应、电子传递与光合磷酸化,吸收太阳光能转换为电能,再形成活跃的化学能,贮存在ATP和NADPH中,这一过程是在叶绿体的基粒片层上完成的,它随着光强的增大而加速。第二步不需要光,称暗反应,它通过二氧化碳同化,吸收CO_2和H_2O合成有机物,同时将活跃的化学能转变为稳定的化学能,贮藏在这些有机物分子的化学键当中,成为植物体的组成物质,这一过程是在叶绿体的基质中进行

的，它随温度的升高而加快。

光合作用过程：

②　　③
光化学反应　　电子传递
↓　　↓
太阳光能·$h\nu$　　电能·e^-　　活跃化学能·同化力
（光合色素吸收）　　（ATP，NADPH）·（光反应）
①

↓④
CO_2+H_2O　　稳定化学能·$C_6H_{12}O_6$
（暗反应）

①＋②＝原初反应

1 原初反应

原初反应是光合作用的起点，是光合色素吸收光能所引起的一系列物理化学反应，速度快（10^{-9}～10^{-15} s），与温度无关。原初反应包括光能的吸收、传递和光化学反应（图 3-5）。原初反应通过聚光色素收集太阳的光能并以诱导共振的方式将其传递给中心色素分子，中心色素分子发生一种光化学反应，把光能转化为电能，以高能电子的形式存在。

1-1　光能的吸收与传递

光能的吸收与传递主要通过叶绿体色素分子来完成的，色素分子整齐而紧密地排列于叶绿体的类囊体膜（光合膜）上，根据各种色素分子所起的作用不同可将其分为聚光色素和作用中心色素两大类。聚光色素亦称集光色素、天线色素，它们本身没有光化学活性，只能吸收、传递光能到作用中心色素分子上起光化学反应，包括大部分的叶绿素 a，全部的叶绿素 b 和类胡萝卜素。作用中心色素亦称中心色素，有光化学特性，它能接受聚光色素传递来的光能并通过光化学反应将其转换为电能，指少数特殊状态的叶绿素 a（P_{680} 和 P_{700}）。

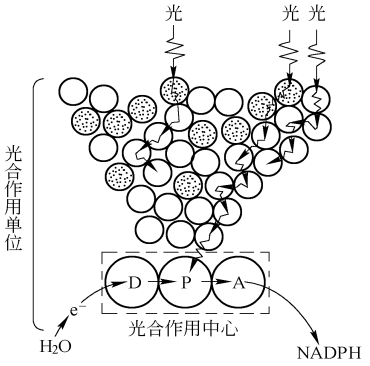


图 3-5　光能的吸收、传递与转化

原初反应是由一系列复杂的过程组成，需要成群的色素分子（集光色素，作用中心色素）共同配合才能完成。这些在生理上形成协同作用的一个功能单位的色素分子的数量就称为光合单位，即吸收、传递一个光量子（光的单位）到达光反应中心所需要的叶绿素分子数。通常为 250～400 个叶绿素分子，其中作用中心色素分子约占 1/250～1/400。

集光色素 吸收、传递光能 (光量子)

光合单位

中心色素 (1 个叶绿素分子) :光能 $\xrightarrow{\text{光化学反应}}$ 电能

1-2　光化学反应 (光能　　电能)

光化学反应在光合作用中心进行,通过光化学反应,将光能转换为电能。光合作用中心是存在于叶绿体或载色体中的,是进行原初反应最基本的色素蛋白结构。它包括一个作用中心色素分子 (P) ,主要进行光能转换,把光能转换成电能。一个原初电子受体 (A) ,接受作用中心色素分子转换的电能。一个原初电子供体 (D) ,提供接受电能的电子。

$$\text{chl}\cdot \xrightarrow{h\nu} \text{chl}^{*}\text{(聚光色素)}$$

$$DPA \qquad DP\cdot A \qquad DP^{+}A^{-} \qquad D^{+}PA^{-}$$

罗伯特·爱默生 (Robert Emerson) 用小球藻作材料来研究不同光波的光合效率,发现光合作用最有效的光是红光 (650～680 nm) 和蓝光 (400～460 nm) 。光合作用存在两种不同的光反应中心,分别进行两种不同的光化学反应,现在已经证明它们是光反应 I 和光反应 II ,分别通过光系统 I (PS I) 和光系统 II (PS II) 来完成。

PS I (光系统 I) : =PC (质蓝素)

P=P_{700} (700 nm 波长光吸收最强的 chl a)

A=P_{430} (结合态铁-硫蛋白)

PS II (光系统 II) : =Z

P=P_{680} (680 nm 波长光吸收最强的 chl a)

A=Q

在光合作用过程当中,PS I 和 PS II 是相互联合共同发挥作用的,通过一系列的电子传递和光合磷酸化,最终将电能转换为活跃的化学能,贮存在 ATP 和 NADPH (同化力) 中。

电子传递与光合磷酸化

高能电子在一系列电子传递体之间移动,释放能量并通过光合磷酸化作用把释放出来的电能转化为活跃的化学能 (NADPH 和 ATP) 。作为能量载体的电子是从水分子中夺取的,水分子失去电子,自身分解放出氧气,这是光合作用所释放的氧气的来源。

2-1　电子传递 (电能　　活跃化学能)

原初光化学反应中,原初电子供体 (P_{700} 和 P_{680}) 受光激发后,将其高能电子给予原初电子受体,使受体带有负电荷,而 P_{700} 和 P_{680} 则带正电荷。因此,必然要引起电子在电子传递体之间传递。这一系列相互衔接的电子传递系统,常被称为光合链。专家比较认可的电子传递链是 Z 链,它是由一些电子传递体将两个光系统反应串联起来的方案,按电子传递体的氧化还原电位顺序作图,图形极像横写的英文字母“Z”,由此得名 Z 链 (图 3-6) 。

Z 链的 PS II 一侧,由于 P_{680} (原初电子供体) 受光激发,发生光化学反应,失去一个高能电子

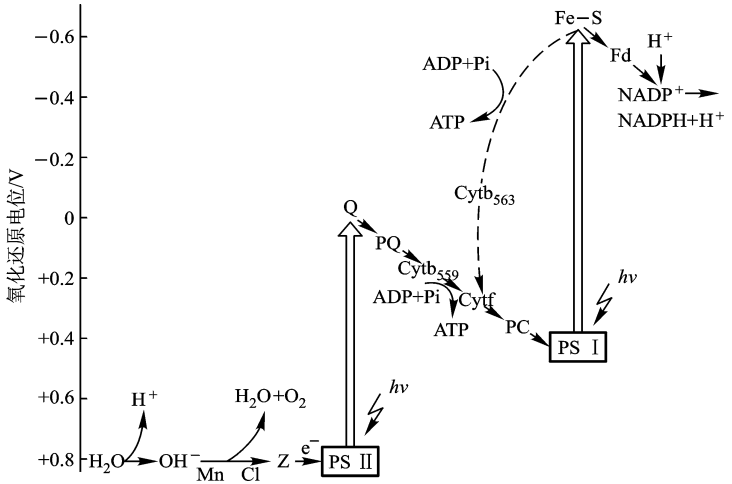


图 3−6　光合电子传递及光合磷酸化

被原初电子受体 Q (可能是特殊状态的质体醌) 所接受，从而引起一系列电子的传递，Q 先传给 PQ (另一种质体醌)，再从 PQ 传至细胞色素 f (Cytf)，再其后将电子传给质体蓝素 (PC)，最后传给 PS Ⅰ的反应中心色素 P_{700}。P_{680} 由于供出电子而呈现氧化状态 (P_{680}^{+})，最终可从水的光解中得到电子而恢复原状。

Z 链的另一侧 PS Ⅰ的反应中心色素 P_{700} 受光激发，将高能电子打出来给原初电子受体 X (可能是一种非血红素的铁硫蛋白) 继之传递给铁氧还蛋白 (Fd)。在电子从 X 传至铁氧还蛋白之间，可能还存在一种称为铁氧还蛋白还原物质 (FRS) 的中间体，以后，在铁氧还蛋白−NADP^{+} 还原酶作用下，电子从铁氧还蛋白传至 NADP^{+}，生成光合链的最后产物 NADPH。所以，NADP^{+} 是光合链的最终电子受体。P_{700} 所失去的电子，可由 PC 中得到电子恢复原状，再继续接受由聚光色素传递来的光能，发生光化学反应。

2−2　氧的释放

水的光解放氧是英国人希尔在 20 世纪 30 年代后期发现的。他向离体叶绿体悬液中加入高铁盐 (Fe^{3+}) 然后照光，Fe^{3+} 被还原为 Fe^{2+} 同时释放氧气。在这个过程中高铁盐作为电子受体，后来发现醌及多种有机染料都可以作为电子受体，总称为希尔氧化剂。离体的叶绿体在光下分解水，并释放氧的过程为希尔反应。其反应如下式：

$$2H_2O + 4Fe^{3+} \qquad 4Fe^{2+} + 4H^{+} + O_2$$

由于在化学上 H_2O 的氧化是很难发生的，因此对放氧的机制迟至今日还不清楚。最近研究发现，PSII 反应中心色素 P_{680} 被激发后失去电子，形成一个带正电荷的 P_{680}^{+}。由于 PSII 连接一个使水光解放氧的机制，这样，电子便可从水分子光解的氢中传给 P_{680}，使后者取得 e^{-} 补充。水分子光解后所产生的电子究竟如何传至 PSII？现在了解得很少。作为 P_{680} 的电子的原初供体是什么物质也不清楚，只知道锰和氯是放氧反应必不可少的，因为锰是 PSII 颗粒组成成分，氯离

子在放氧过程中起活化作用。如藻类缺锰时,PSII 放氧反应受阻。

2-3 光合磷酸化

叶绿体(或载色体)内光合 e^- 传递与吸收能的高能磷酸键形成相偶联的过程,称为光合磷酸化。光合磷酸化有两个类型,即非环式光合磷酸化和环式光合磷酸化。

2-3-1 非环式光合磷酸化

PSII 的光合中心色素 P_{680} 受光激发后,放出高能电子,经过 Z 链传递,在传递链上形成 ATP,中间经 PSI 的反应中心 P_{700} 又受光激发,继续推动电子传递,最后传至 $NADP^+$ 使其还原为 NADPH。由于电子传递的途径是一个开放的通路,必须有 e^- 补充反应才能继续进行,所以称为非环式光合磷酸化。非环式光合磷酸化的总过程应该包括水的光解和氧的释放。其反应如下式:

$$2ADP + 2Pi + 2NADP^+ + 2H_2O \qquad 2ATP+2NADPH+2H^+ +2H_2O+O_2$$

反应式中,反应前的 $2H_2O$,表示参与水的光解,作为最终电子供体,反应后的 $2H_2O$ 表示 ADP 与 Pi 结合时脱下的。

2-3-2 环式光合磷酸化

它是指 PSI 的光合中心色素 P_{700} 放出的高能电子,经过 P_{430}、$Cytb_{563}$、Cytf 和 PC 最后又重新回到 PSI 中心色素。由于电子是在一个闭合电路传递的,因此,称为环式光合磷酸化。在这个循环中,仅在由 P_{430} 到 $Cytb_{563}$ 时,磷酸化形成 ATP,而不伴随其他反应,其过程可用下式表示:

$$ADP+Pi \qquad ATP+H_2O$$

光合磷酸化和氧化磷酸化一样都是与电子传递相偶联的。只是二者进行的部位、电子传递体的种类及传递方向不同,氧化磷酸化是在线粒体膜上进行,而光合磷酸化则是在类囊体膜上进行。至于 ATP 形成的机制,都可用化学渗透学说得到令人比较满意的解释。

经过上述变化之后,由光能转变来的电能进一步形成活跃的化学能,暂时贮存在 ATP 和 NADPH 之中,它们将用于 CO_2 的还原,进一步形成各种光合产物,把活跃的化学能转变为稳定的化学能贮存在有机化合物之中。这样,ATP 和 NADPH 就把光反应和暗反应联起来了。通常把这两种物质合起来称为同化力。

3 二氧化碳的同化

二氧化碳的同化在叶绿体的基质里进行,通过一系列的酶促反应,把 CO_2 和 H_2O 合成有机物(糖),同时把活跃的化学能转化为稳定的化学能(键能),贮存在所生成的有机物的化学键中。二氧化碳的同化过程在有光和黑暗条件下均可进行。目前,已经明确高等植物光合碳同化途径有三条,即 C_3 途径(卡尔文循环)、C_4 途径和景天酸代谢途径。C_3 途径是最基本的碳素同化途径,其他两种途径都必须经过 C_3 循环才能把 CO_2 固定为光合产物——糖。

3-1 C_3 途径(卡尔文循环)

二氧化碳的同化是一个十分复杂的问题。20 世纪 50 年代卡尔文及其同事本森等人利用放射性 ^{14}C 示踪、纸上层析和放射自显影等技术,以绿藻作为试验材料,经过 10 年的努力,终于研

究清楚了光合作用的碳转变的基本途径。这个途径现在都称 C_3 途径、或称光合碳还原循环、还原的磷酸戊糖循环。整个循环可分三个阶段（图 3-7）：

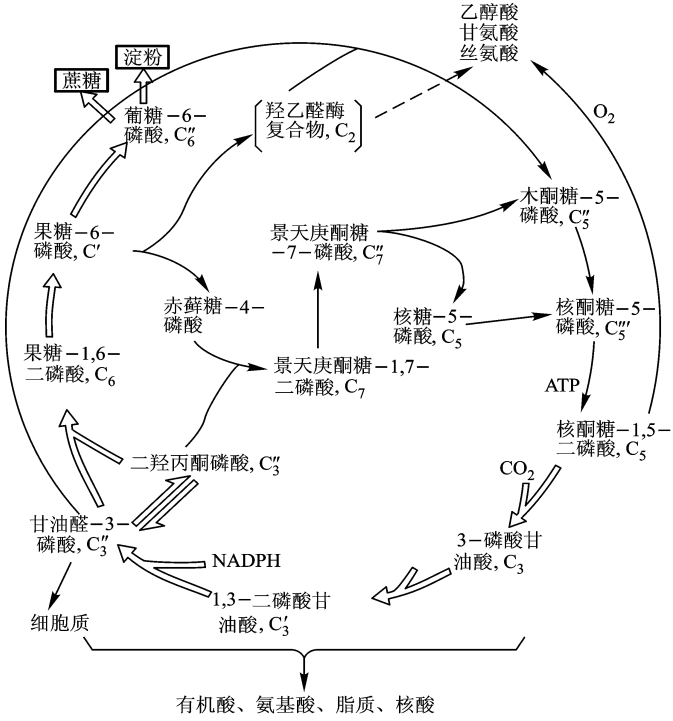


图 3-7　C_3 循环中反应物及产物生成

3-1-1　羧化阶段

二氧化碳在还原以前，首先被固定形成羧基，然后被还原，以核酮糖-1,5-二磷酸（RuBP）作为二氧化碳的受体，在 RuBP 羧化酶的催化下，使 RuBP 和二氧化碳结合生成二分子磷酸甘油酸（PGA）。

在上述反应中烯醇式 RuBP 发生羧化，生成中间产物 β-酮酸，后者加水分解后生成 2 分子 3-磷酸甘油酸，它是 CO_2 固定的最初产物，因为 3-磷酸甘油酸是含三个碳原子的，所以这个循环也称 C_3 循环。通过 C_3 循环进行光合作用的植物称 C_3 植物。如小麦、水稻、大豆、烟草、棉花和菠菜等均属于 C_3 植物。

3-1-2　还原阶段

包括两个反应，首先是在磷酸甘油酸激酶催化下，PGA 被 ATP 磷酸化，形成 1,3-二磷酸甘油酸 然后，它又在丙糖磷酸脱氢酶催化下，被 NADPH 还原为 3-磷酸甘油醛（GAP）。

从上述反应说明，在光合磷酸化中形成的 ATP 和 NADPH 是用于 PGA 还原的。光合作用中，由光能转变为稳定化学能就是通过上述反应来实现的。所以 GAP 是二氧化碳固定后的第

一还原产物。它是一种三碳糖。通常把它和它的异构体磷酸二羟丙酮（DHAP）称为磷酸丙糖。它可进一步转变为六碳糖和多糖。叶绿体中 RuBP 的含量甚少，无法维持 CO_2 固定继续进行，因此，RuBP 的再生是卡尔文循环得以不断运转的关键所在。

3-1-3　再生阶段

它包括二氧化碳受体 RuBP 的再生和光合产物的形成，其主要反应过程是由 GAP 经过 C_4 糖、C_5 糖、C_6 糖、C_7 糖等中间产物，再形成 RuBP 的过程，部分 C_6 糖转化为光合产物。

在整个卡尔文循环中，要固定 6 分子 CO_2，即循环 6 次才能合成一分子己糖磷酸。每循环一次，需要 3 分子 ATP 和 2 分子 NADPH。

$$6CO_2 + 11H_2O + 18ATP + 12NADPH + 12H^+ \longrightarrow 己糖磷酸 + 18ADP + 17H_3PO_4 + 12NADP^+$$

3-2　C_4 二羧酸途径（C_4 途径）

20 世纪 60 年代中期发现玉米、甘蔗、高粱等在光合作用中除上述途径外，还有一条途径。用 $^{14}CO_2$ 饲喂，使其进行光合作用，最早形成的标记化合物是草酸乙酸，它是一种 C_4 二羧酸，随着时间的延长，C_4 二羧酸的量逐渐减少，并相继出现带标记的 PGA、磷酸丙糖及磷酸己糖。这类植物在光合作用中最初的 CO_2 受体是烯酸式磷酸丙酮酸（PEP），PEP 在 PEP 羧化酶作用下与 $^{14}CO_2$ 结合形成草酰乙酸。由于固定 CO_2 后的最初产物是 C_4 化合物而不是 C_3 化合物，因而称为 C_4 途径（图 3-8），具有 C_4 途径的植物称 C_4 植物。

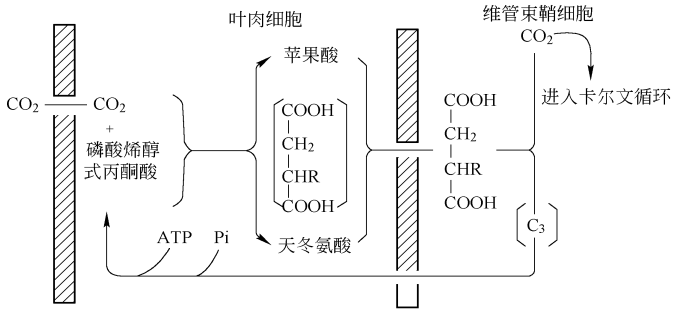


图 3-8　C_4 植物光合作用基本反应

C_4 植物固定同化 CO_2 的整个过程是在两种不同功能的光合细胞中进行的。首先，叶子吸收的 CO_2 到叶肉细胞的叶绿体内，在磷酸烯醇式丙酮酸羧化酶（PEP 羧化酶）的催化下，CO_2 和磷酸烯醇式丙酮酸结合，形成了最初产物草酰乙酸。草酸乙酸在相应酶的催化下，分别转化为苹果酸和天冬氨酸，这些都是四碳的二羧酸；这些转变都在叶肉细胞中进行。以后，苹果酸转移到邻近的维管束鞘细胞，在维管束鞘细胞的叶绿体内，苹果酸脱羧放出 CO_2 转变为丙酮酸。丙酮酸又转移回叶肉细胞，在 ATP 和酶的作用下，它又转变为磷酸烯醇式丙酮酸，重新作为受体，使反应循环进行。

3-3　景天酸代谢途径（CAM途径）

在干旱的沙漠地区，有一类抗旱性极强的旱生植物，如仙人掌科、景天科、兰科和凤梨科植物等。它们具有一种类似 C_4 植物的碳素同化途径，称为景天酸代谢途径。这类植物生理上的特点是气孔白天关闭以减少蒸腾，夜间开放以吸收大量 CO_2，并以形成苹果酸的方式暂存于大液泡中，所以这类植物夜间的酸度增加，pH由6降到4。到白天苹果酸脱羧放出 CO_2 进行光合作用形成光合产物，所以白天酸度减少而糖分增加，pH由4上升为6。这类植物的碳同化途径是与 C_4 途径十分相似。所不同的是这类植物采取了“晚上开门进料，白天闭门加工”的办法，巧妙地把 CO_2 的吸收与还原在时间上错开，从而达到贮水节水的效果，以适应极度干旱的环境。C_4 植物的 C_3 和 C_4 途径是分别在维管束鞘细胞和叶肉细胞两个部位进行，从空间上把两个过程分开；肉质植物没有特殊形态的维管束鞘，其 C_3 和 C_4 途径都是在具有叶绿体的叶肉细胞内进行。它们是通过时间把 CO_2 固定和还原巧妙地分开（图3-9）。

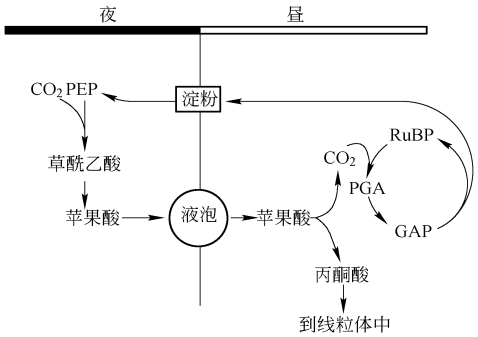


图3-9　景天酸代谢途径

光合作用的产物

光合作用产物主要是糖类，包括单糖（葡萄糖和果糖）、双糖（蔗糖）和多糖（淀粉），其中以蔗糖和淀粉最为普遍（见图3-7）。

在卡尔文循环中，二氧化碳被还原产生的磷酸丙糖（3-磷酸甘油醛），不能在叶绿体内积累，两个磷酸丙糖缩合形成六碳糖，再通过一系列转化形成淀粉，暂时贮藏在叶绿体中，同时磷酸丙糖转运出叶绿体，在细胞质中合成蔗糖。

实验证明，光合作用也可直接形成氨基酸、脂肪酸等。因此，应该改变过去认为糖类是光合作用的唯一直接产物的认识。

光合作用的直接产物是植物进行代谢活动最基本的物质，它既可作为呼吸的底物，又可进一步转变为生命活动中的其他物质，包括结构物质和其他贮藏物质。

不同种类的植物，或同一植物处于不同的生态环境，其光合产物也有所不同。例如，棉花、大豆等作物在光下是以积累淀粉为主，小麦、蚕豆等则以合成蔗糖为主，洋葱、大蒜的光合产物则是葡萄糖和果糖，不形成淀粉。另外，不同发育时期的叶片和光质对光合产物也有影响。一般成长的叶片中主要是形成糖类，而幼嫩叶片中除糖类外，还形成较多的蛋白质；在红光下，叶片形成较多的糖类（包括三碳糖、蔗糖和淀粉），蛋白质较少；而在蓝紫光下，形成的蛋白质、脂肪和核酸的数量增加。这说明光合作用产物的种类与植物的遗传性以及环境条件有密切关系。

复习思考题

1　简述光合作用的基本过程。

2　名词解释：

集光色素　中心色素　希尔反应　光合磷酸化

3　植物固定二氧化碳的途径有几条？说明其主要特点。

第四节　光合作用的影响因素及生产潜力

影响植物光合作用的因素主要有光照、温度、CO_2 的浓度、水分及矿质元素，满足上述条件即可提高光合作用的效率，提高农业生产率。植物的光合作用和其他生命活动一样，经常受到外界条件和内在因素的影响而不断地发生变化。了解影响植物光合作用的内外因素，并加以调节控制，对于提高作物光合速率和产量有着重要意义。

光合作用是一个有光条件下，以 CO_2 和 H_2O 为原料合成有机物的酶促反应过程，一切与之相关的因素都会对光合作用的进行产生影响。表示光合作用快慢程度的生理指标叫光合速率（亦称光合强度），即每小时每平方分米叶面积吸收二氧化碳的毫克数，单位为 $mg/(dm^2 \cdot h^{-1})$。测定光合效率的另一个生理指标称光合生产率（净同化率），即每天每平方米叶面积实际积累的干物质克数［单位为 $g/(m^2 \cdot d^{-1})$］，它是较长时间（例如一昼夜或一周）的表观光合速率。

影响光合作用的环境条件

1-1　光呼吸

植物的绿色细胞在照光条件下吸收氧气、放出二氧化碳的过程称为光呼吸。光呼吸表面上类似于一般植物都具有的呼吸作用（暗呼吸），也是消耗有机物、吸收氧气、释放二氧化碳的过程，但必须在有光条件下的绿色细胞内才能进行，这是与暗呼吸的根本区别。降低光呼吸是提高光合作用的途径之一。

1-2　光照

光照是光合作用的能量来源，在一定范围内，光合速率随光照强度的增加而增加，但达到一定数值时，光合速率便达到最大值，此后，即使光照强度继续增加，光合速率也不再提高，这种现象称光饱和现象。开始达到光饱和现象时的光照强度称光饱和点，光饱和点是植物需光的上限。植物群体生长，由于叶片相互交错，往往外部叶片已达到光饱和，而内部叶片仍处于光饱和点以下，随着光照强度的增大，群体的光合速率仍能继续增加，因此，群体的光饱和总比单株高得多，甚至看不到光饱和点。

光照强度较高时，植物的光合比呼吸要高若干倍。光照强度下降时，光合与呼吸均随之下降，但光合下降得较快。光照强度下降到一定数值时，光合作用吸收的 CO_2 量与呼吸作用放出

的 CO_2 量相等，表观光合速率等于零，此时光照强度称光补偿点，光补偿点是植物需光的下限。在光补偿点时，植物叶片制造的有机物与呼吸消耗的有机物相等，因而没有积累。光饱和点和光补偿点分别表示植物对强光及弱光的利用能力，因而可以作为植物需光特性的指标，在生产中我们要尽一切努力提高光饱和点，降低光补偿点，做到增加积累，减少消耗。

根据植物对光照强度的要求，植物可分为喜光植物和耐阴植物。大多数的农作物（玉米、小麦、棉花、水稻、花生、豆类和薯类等）属于喜光植物，光照不足将明显影响其生长发育。

1-3　二氧化碳

二氧化碳是光合作用的原料，作物营养的“主食”。环境中二氧化碳浓度的高低，直接影响植物的光合速率。在一定范围内，植物的光合速率随环境中 CO_2 浓度的增高而增加，但达到一定程度时再增加 CO_2 浓度，光合速率也不再增加，此时环境中 CO_2 的浓度称二氧化碳饱和点。环境中 CO_2 浓度增高会对植物吸收 CO_2 产生两方面的影响：一是增加叶片内外 CO_2 浓度差，促进 CO_2 向叶内扩散；二是 CO_2 浓度过高会引起气孔开度减小，阻止 CO_2 向叶内扩散。故大气中 CO_2 浓度增至一定程度即达饱和，有的植物在 CO_2 浓度过高时甚至会发生中毒现象。

现在空气中 CO_2 浓度很低，远远不能满足植物光合作用的需要，增加环境中 CO_2 浓度（CO_2 施肥、改善透气条件、施用有机肥）是提高作物产量的有效途径之一。

1-4　温度

温度主要影响酶的活性，植物的光合作用有一定的温度三基点（最低温、最适温、最高温）。光合作用的最低温（冷限）和最高温（热限）是指在该温度下，CO_2 的吸收和释放速度相等，光合速率等于零。在光合最适温时，光合速率最高。生产实践中要注意控制环境温度，避免高温和低温对光合作用的不利影响。

1-5　水分

水是光合作用的原料之一，植物体内水分含量的多少对其他生理活动也会产生影响。当叶子水分充足时，气孔充分张开，CO_2 进入叶内速度加快，光合增强；当叶子水分缺乏时，气孔开度减小，增大了 CO_2 进入叶内的阻力，CO_2 吸收减少，光合减弱。水分的多少还可影响植物体内激素水平的变化，通过激素控制气孔的开闭，影响光合作用的快慢。

1-6　矿质元素

矿质元素直接或间接地影响光合作用。N、P、S、Mg 是叶绿素的组成成分，Mn、Cl、Fe、Cu 和 Zn 影响光合电子传递和光合磷酸化，K 影响气孔的开闭，K、P、B 影响光合产物的运输和转化。所以，合理施肥对保证光合作用的顺利进行是非常重要的。

影响光合作用的各种因素彼此并非是孤立的，而是相互联系相互制约的，光合速率的高低是各种因素综合作用的结果。

光能利用率不高的原因

2-1　作物光能利用率和产量的关系

通常，占植物干重 90%～95%的有机物质是来自光合作用。因此，如何使植物最大限度地利用太阳辐射来进行光合作用，是农业生产中的一个根本性问题。

作物光能利用率是指在单位土地面积上，作物光合产物中贮存的能量占作物光合期间照射在同一地面上太阳总能量的百分率。植物的光能利用率是很低的，一般植物约为 1%，森林植物大概只有 0.1%。

根据中国科学院地理研究所的资料，长江下游与华南地区年总辐射量为 502.32 kJ/cm² 或 33 488×10³ kJ/亩（1 亩＝667 m²），估计水稻生育期的太阳辐射能约占全年的 50%，光能利用率按 2%，水稻经济产量占生物产量的 50%，其中呼吸又消耗掉 40%有机物，假定稻谷的全部干物质均为淀粉（其燃烧值为 17664.92 kJ/kg），利用这些数据推算，水稻亩产如下：

$$\frac{33\,488\times10^{3}\times50\%\times2\%\times50\%\times(1-40\%)}{17664.92}\text{kg/亩}=569\text{ kg/亩}$$

以上是以干物质计算，实际上稻谷约含有 14%的水分，因此实际亩产应为 662 kg。如光能利用率再提高 1%，则每亩增产 33.1 kg，亩产应为 993 kg。由此可见，提高光能利用率对作物产量提高的重要性。

2-2　光能利用率低的原因

2-2-1　太阳辐射

辐射到地面的光线，波长约为 300～26 000 nm，而植物光合作用只能利用 380～720 nm 的光波，其能量约占太阳总辐射能的 40%～50%。此值受大气透明度等因素的影响

2-2-2　漏光损失

作物生长初期植株较小，或由于基本苗数过少、肥水不足，致使群体稀疏，没有足够的绿色叶片来吸收光能，引起漏光损失。如栽培措施得当，使其较早封行，则可减少作物生育后期田间漏光损失。

2-2-3　反射及透射损失

照射到叶面上的太阳光能并未全部被吸收，其中一部分被反射并散失到空间（10%～15%），另一部分透过叶片（5%）。这部分能量损失因植物种类、品种、叶片厚薄等不同而有很大的差异。如株型紧凑、叶片较直立的，其反射光的损失就减少；叶片较厚，则透光的损失减少；反之，叶面的蜡质及茸毛较多，则反射光也较多。

2-2-4　蒸腾损失

被叶片吸收的太阳光能，大部分以热能消耗于蒸腾过程（76.5%～84.5%），只有极少部分能量被光合作用利用（0.5%～3.5%）。

2-2-5　环境条件不适

光强的限制　在弱光下虽然其他条件适合，光合速率也很低，因为受到光照强度的限制。当

光照强度增加到光饱和点以上时，超过光饱和点的光又不用于光合作用，甚至直接或间接地使植物受到损伤。

温度　温度过低或过高影响酶活性。

CO_2　CO_2 供应不足，使光合速率受到限制。

肥料　肥料不足或施用不当，影响光合作用进行或使叶片早衰等。

动脑筋

东北大米和马铃薯为什么品质好、产量高？

3 提高光能利用率的途径

3-1　增加光合面积

光合面积即植物的绿色面积，常以叶面积系数或叶面积指数加以衡量，它是指单位土地面积上作物叶面积与土地面积之比。叶面积系数过小，不能充分利用太阳辐射能；叶面积系数过大，叶片相互遮阴，通风透光差。生产实践表明：小麦、玉米、水稻、棉花和大豆的最适叶面积系数应在4～5之间，即能最大限度地利用光能。为此，在生产上可采取合理密植，以肥水调节植物的叶面积系数。近年来，通过育种手段，培育出理想株型，即株型紧凑，矮秆，叶小叶厚并直立，分蘖密集等。这种株型既能提高密植程度，又适当扩大光合面积，减少漏光损失，提高群体的光能利用率。

3-2　延长光合时间

3-2-1　延长生育期

大田作物可根据当地气象条件选用生育期较长的中晚熟品种、适时早播、地膜覆盖等办法。蔬菜或瓜类作物可采用温室育苗、适时早栽或者利用塑料大棚。在田间管理过程中，尤其要防止生长后期叶片早衰，最大限度的延长生育期。

3-2-2　提高复种指数

复种指数是指全年内农作物收获面积对耕地面积之比。提高复种指数的办法就是将一年一熟制改为一年二熟制或二年三熟制，其措施是通过轮、间、套种，在一年内巧妙地搭配各种作物，从时间上和空间上更好地利用光能，缩短田地空闲时间，减少漏光率。

3-3　增强光合效率

目前，主要是通过栽培措施来提高作物的光合效率。例如，通过水（灌溉）肥（主要是氮肥）调控作物的长势，尽早达到适宜的叶面积系数，通过向大棚或温室施放干冰、田间增施有机肥提高田间 CO_2 浓度；利用2,3-环氧丙酸及其他盐类、$NaHSO_3$、α-羟基磺酸盐等降低作物的光呼吸。

3-4　减少呼吸消耗

通过育种培育低呼吸消耗的品种，通过栽培管理措施减少植物生长过程中的呼吸消耗，提高植物的净光合效率。

复习思考题

1　名词解释

光呼吸　光补偿点　光饱和点　CO_2 补偿点　CO_2 饱和点

2　什么是光合作用？光合作用的意义有哪些？

3　什么是温度三基点？掌握温度三基点在生产上有什么实际意义？

4　什么叫光能利用率？分析植物光能利用率不高的原因。

5　简述提高植物光能利用率的措施或途径。

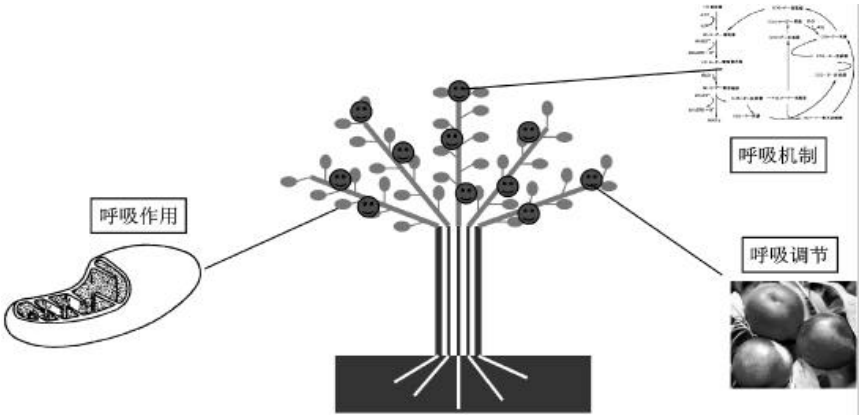
太阳向宇宙空间发射的电磁辐射称为太阳辐射。太阳光是复合光，是由各种单色光组合而成的。绿色植物吸收的主要是红橙光和蓝紫光。

叶绿体是绿色植物光合细胞器，由被膜、基粒、间质构成的。光合色素包括叶绿素和类胡萝卜素，分集光色素和中心色素两大类。大部分的叶绿素 a、叶绿素 b 和类胡萝卜素都是集光色素，在光合作用中承担光能收集与传递的功能。中心色素是特殊的叶绿素 a 分子，能将光能转化为电能。通过光合电子传递和光合磷酸化作用，电能又转化为活跃的化学能（ATP、$NADPH+H^+$），为 CO_2 的固定和光合产物的形成提供能量。叶绿素是光合作用的主体，叶绿素的代谢直接影响植物光合效率的高低。光照、镁、氮、铁、铜、锰、锌、温度、水分和氧气等因素对叶绿素的形成都会产生影响。

光合作用分为两个阶段，即光反应和暗反应。光反应在叶绿体的基粒中进行的，是在光系统 I（PS I 或 P_{700}）和光系统 II（PSII 或 P_{680}）的作用下，吸收光能将水分解放出 O_2，并产生同化力（ATP、$NADPH+H^+$）。暗反应是在叶绿体的间质中由酶催化进行的，暗反应分为 C_3 循环、C_4 循环和景天酸代谢三条途径。暗反应的结果是利用光反应产生的化学能将 CO_2 还原成糖类物质。光呼吸、光照、温度、CO_2、水分和养分状况直接影响着植物光合效率的高低。

单位土地面积上，作物光合产物中贮存的能量占作物光合期间照射在同一地面上太阳总能量的百分率称作物光能利用率。由于自然环境、栽培方式和植物自身的特点，地球上植物的光能利用率不超过 1%。目前生产上主要通过增加光合面积、延长光合时间、增强光合效率和减少呼吸消耗四条途径来提高植物的光能利用率。

第四章　呼 吸 作 用



目的要求：了解呼吸作用的原理，掌握呼吸作用的生理指标及其测定方法，懂得通过调节呼吸作用提高作物产量的办法。

学习要点：呼吸作用的概念、类型、意义、生理指标和生化过程，影响呼吸作用的因素，呼吸作用的调节，调控呼吸在农业生产上的应用。

技能培训：呼吸强度的测定技术。

呼吸与光合作用共同组成了绿色植物代谢的核心。光合作用所制造的有机物及其所贮存的能量，必须经过呼吸作用的转化，才能变为构成植物体的成分与有效的能量，植物的生长发育以及各种生理活动都与呼吸作用有直接或间接的联系。呼吸是生命的共同现象，只不过植物不像动物具有专门的呼吸器官而已。

第一节　呼吸作用的意义及类型

生活细胞内的有机物质，在酶的催化下进行氧化分解，产生二氧化碳和水，并释放出大量能量的过程称为呼吸作用。被呼吸作用氧化分解的有机物主要是糖类（碳水化合物），常被称为“呼吸底物”，呼吸底物的分解亦称降解。伴随呼吸作用的进行，植物质量减轻，同时有大量的能量和 CO_2 释放。

1 呼吸作用

高等植物和低等植物的呼吸途径是不同的，根据植物呼吸过程中对氧气需求的差异，可将呼吸分为有氧呼吸和无氧呼吸两大类型。

1-1 有氧呼吸

生活细胞吸收大气中的氧，将体内的有机物彻底氧化分解，形成 CO_2 和 H_2O 并释放能量的过程称有氧呼吸。

$$C_6H_{12}O_6+6O_2 \quad 6CO_2+6H_2O+2879\ kJ$$

$$C_6H_{12}O_6+6H_2O+6O_2 \quad 6CO_2+12H_2O+2879\ kJ$$

1-2 无氧呼吸

生活细胞在不吸收氧的情况下，将体内有机物不彻底氧化，形成不彻底的氧化产物并释放能量的过程称无氧呼吸。

$$C_6H_{12}O_6 \quad 2CH_3CH_2OH+2CO_2+100\ kJ\ (乙醇发酵)$$

$$C_6H_{12}O_6 \quad 2CH_3CHOHCOOH+75\ kJ\ (乳酸发酵)$$

无氧呼吸有乙醇发酵和乳酸发酵两种类型，长期无氧呼吸的结果会造成乙醇中毒。

2 呼吸作用的生理意义

2-1 作为生命活动的重要指标

呼吸作用是植物生活细胞普遍进行的一个生理活动，当细胞死亡时呼吸也就停止。因此，常把呼吸作用强弱和有无作为衡量生命活动与代谢强弱的重要标志。

2-2 提供植物生命活动所需要的能量

植物的各种生命活动，如植物对矿质营养和水分的吸收，有机物质的运输与合成，植物的生长与发育等，都是需要能量的。总的说来这些能量虽然是来自光合作用，是通过光合作用将太阳光能转变为化学能，贮藏在所合成的光合产物中，但是这种化学能必须依靠呼吸作用才能从产物中氧化分解释放出来。释放出的能量，一部分转变为热能而散失掉，一部分以 ATP 形式暂时贮存起来。以后 ATP 再分解，释放出能量，供植物生命活动所用。因此，必须了解植物生命活动强弱的规律性，采取各种措施，调节植物的呼吸强度，为其生命活动提供有效的能量。

> 动脑筋
> 为什么说呼吸停止了生命就停止了？

2-3　呼吸作用为其他有机物的合成提供原料

呼吸作用过程中产生的一系列不稳定的中间产物，为进一步合成许多其他重要物质提供了原料。蛋白质、核酸、脂肪、糖类等重要有机物的合成，都有赖于呼吸作用的中间产物。因此，呼吸作用和有机物的合成、转化有着密切的联系，成为植物体内新陈代谢的中心。由此看来，呼吸作用不仅仅是氧化有机物质释放能量的异化过程，而且也是物质合成同化过程的一部分。

2-4　提高植物的抗性

当植物被病原菌侵染时，植物常通过呼吸作用急剧增强氧化毒物以消除毒素，或转变为其他无毒物质而参加到物质代谢的过程中。旺盛的呼吸还有利于伤口的愈合，使伤口迅速木化、栓化，以减少病原菌的侵染。

总之，呼吸作用是植物有机体普遍进行的生理过程，它是代谢的中心，它同所有的代谢过程都有密切关系，因此，呼吸作用的强弱必然影响到植物的生长发育，从而关系着农作物的产量和品质。

3　呼吸作用的生理指标

3-1　呼吸强度

呼吸强度是衡量呼吸作用强弱、快慢的一个指标，呼吸强度也称为呼吸速率或呼吸率。以单位质量（鲜重或干重）在单位时间内释放 CO_2 的量、吸收 O_2 的量或干鲜重损失量的多少来表示，如：

吸收 O_2 的体积／（鲜重（干重）·时间），单位：$\mu L/(g \cdot h^{-1})$

释放 CO_2 的体积／（鲜重（干重）·时间），单位：$\mu L/(g \cdot h^{-1})$

植物的呼吸强度随植物的种类、年龄、器官和组织的不同而不同，一般生长旺盛的、幼嫩的器官（根尖、茎尖、嫩根、嫩叶）的呼吸强度高于生长慢的、年老的器官（老根、老茎、老叶），生殖器官的呼吸强度高于营养器官。

3-2　呼吸商

植物组织一定时间内释放的 CO_2 量与吸收 O_2 量的比值称呼吸商（简称 *RQ*）。

$$RQ=\frac{\text{释放的 } CO_2 \text{ 量（物质的量或体积）}}{\text{吸收的 } O_2 \text{ 量（物质的量或体积）}}$$

底物完全被氧化时，可以用呼吸商的值推测出植物呼吸底物的性质。糖被完全氧化，其呼吸商为 1.0。脂质相对糖类物质还原程度较高，氧化时需要更多的氧，因而呼吸底物为脂质时的呼吸商小于 1，一般为 0.7～0.8。有机酸相对含氧较多，以有机酸作为呼吸底物其呼吸商大于 1。

复习思考题

1　什么是呼吸作用，呼吸作用有几种类型？各有什么特点？
2　简述呼吸作用的生理意义。
3　什么叫呼吸商？测定植物的呼吸商有什么生物学意义？

植物也喜欢音乐

20 世纪 60 年代，英国的一位苗圃主在温室里研究让水仙属植物开花习性中发现音乐起到了促进作用。随后植物学家史密斯在温度、湿度相同的两个育苗箱里分别播上大豆种子。让一个箱子 24 h 听《蓝色狂想曲》，而另一个箱子里静悄悄的、什么声音也没有。结果是：让听曲子的种子发芽早、秆也粗、绿色也浓。史密斯还把听音乐和不听音乐的苗割下来称，结果是听音乐的一方质量大。1968 年雷塔拉克在两块地里同时将玉米、红萝卜、老鹳草和紫苣菜等混种，然后向一块地播放从钢琴录下的大音阶“7”与“2”的录音，每天 12 h。3 周后，不断听音阶的一组除了紫苣菜外，全部枯死，其中有些像被强风吹倒似的，主干朝远离声源的方向倒伏延伸，而不听音阶的一组均正常地生长。进一步的研究发现，植物最喜欢的是东方音乐，特别是印度的西它尔等弦乐器，植物听了这些音乐后，能以二倍的正常速度生长。之后是古典音乐，特别是巴赫、海顿那样有人情味的音乐，植物会朝着声源的方向生长。摇摆乐是令植物讨厌的，因此植物总是向远离声源的方向躲避，甚至引起发育异常。

第二节　呼吸作用的生化过程

植物体内的有机物首先被分解为葡萄糖，由葡萄糖开始进入呼吸代谢。呼吸作用的整个过程可以分为两个阶段：有机物的分解，通过三种不同的代谢途径将葡萄糖分解为 CO_2 和 H_2O，同时形成 ATP、NADH、$FADH_2$ 和 NADPH。电子传递与氧化磷酸化即生物氧化过程，电子在呼吸链各电子传递体间的传递，释放能量，并通过氧化磷酸化作用，形成 ATP，满足植物体新陈代谢的需要。

1　有机物分解

呼吸作用是分解有机物、释放二氧化碳的过程。不同的植物、同一植物的不同器官和组织在不同的生育期和不同环境条件下，有机物分解的方式各不相同，这是植物对多变环境的一种适应机制。不同的呼吸途径在细胞内不同的区域内进行，又相互联系、相互配合，协调发挥作用。植物主要通过糖酵解、三羧酸循环和磷酸戊糖途径来分解有机物。

1-1　糖酵解 (EMP 途径) —— 无氧呼吸

糖酵解是指葡萄糖直接分解为丙酮酸的过程,在植物的细胞质内进行。分解过程中不需氧气参与,利用底物分解释放的能量进行磷酸化作用,形成 ATP,这种利用底物降解释放能量形成ATP的过程称底物磷酸化。无氧呼吸就是糖的无氧降解,其产物为乳酸的称乳酸发酵 ;产物为

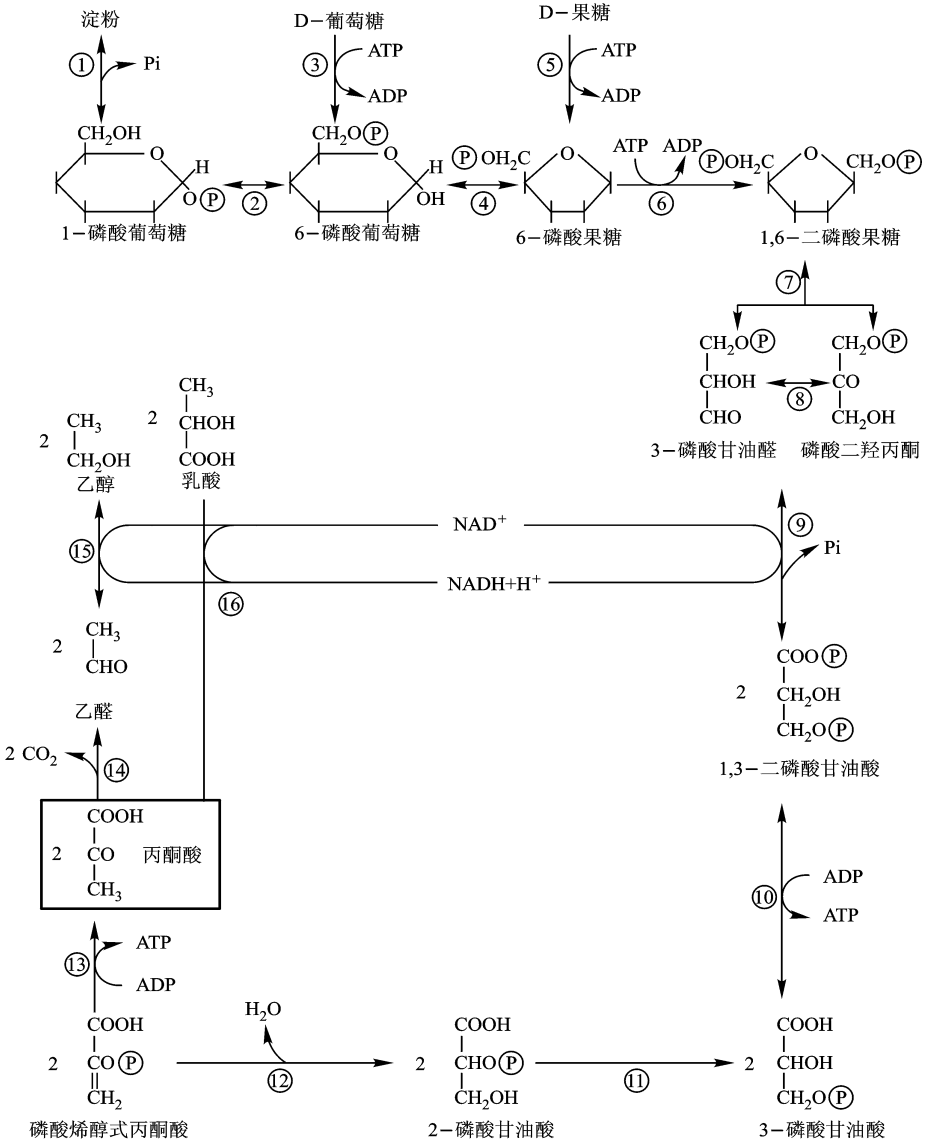


图 4-1　糖酵解途径

乙醇的称乙醇发酵（图 4-1）。

1-2　糖酵解-三羧酸循环（EMP-TCA）——有氧呼吸

有氧呼吸是生活细胞在氧气的参与下，把有机物彻底氧化为二氧化碳和水，同时释放能量的过程。糖酵解过程在细胞质内进行，三羧酸循环过程在线粒体内进行。底物通过有氧呼吸分解，

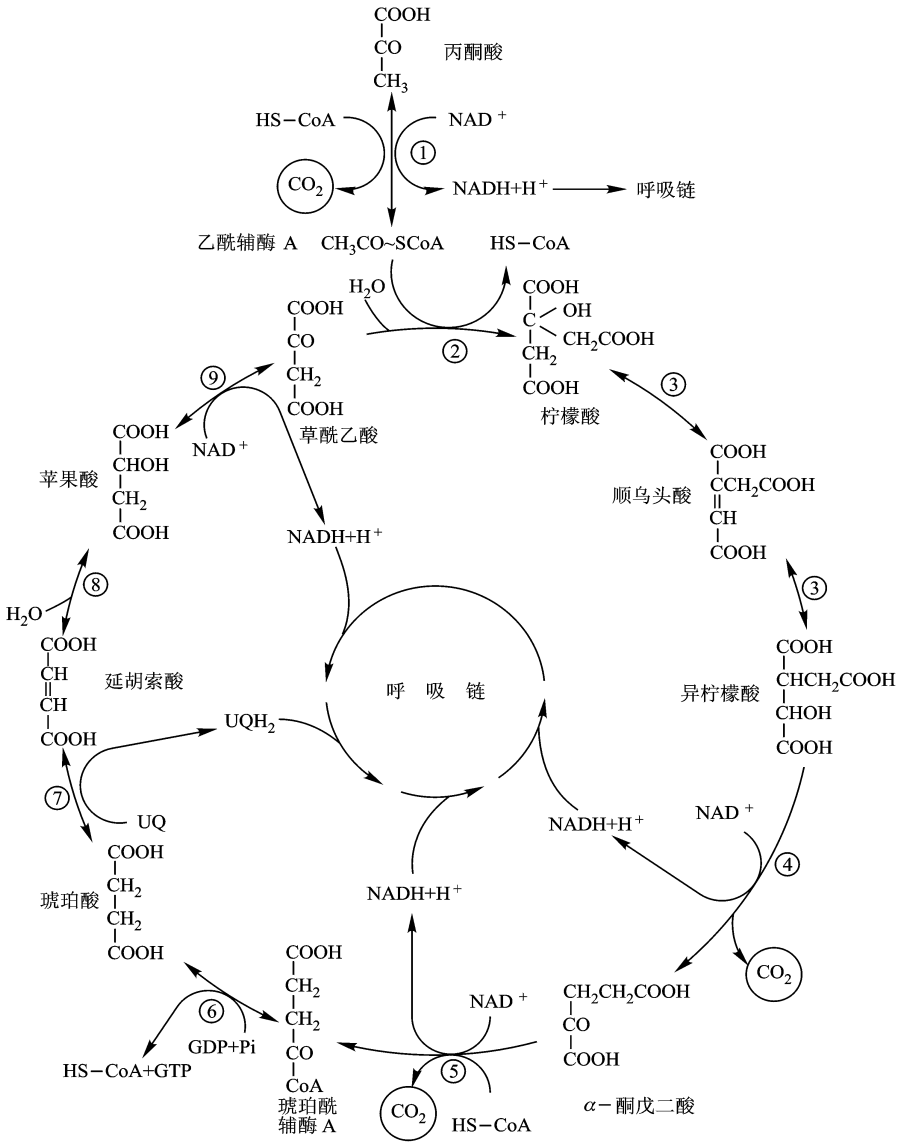


图 4-2　三羧酸循环途径

不但形成 ATP,还产生 NADH 和 $FADH_2$ (图 4-2)。

1-3　磷酸戊糖途径 (HMP 或 PPP 途径) —— 有氧呼吸支路

磷酸戊糖途径是植物有氧呼吸的一条辅助途径,在细胞质内进行,磷酸戊糖是该途径的中间产物,呼吸作用的结果形成 NADPH (图 4-3)。

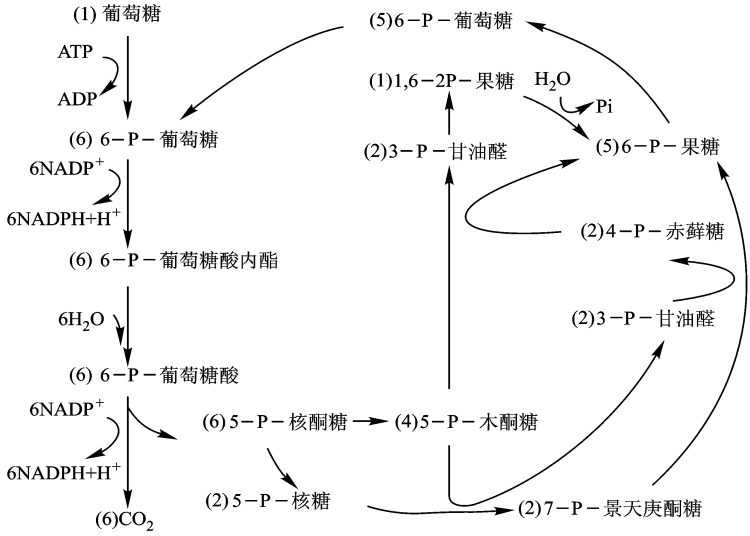


图 4-3　磷酸戊糖途径

2　电子传递与氧化磷酸化

有机物分解所产生的 ATP 可以直接被植物体利用,而 NADH、NADPH 和 $FADH_2$ 必须转化为 ATP 后才能被利用,植物细胞中完成这一转化过程的结构称呼吸链。呼吸链由一系列的传递体组成,NADH、NADPH 和 $FADH_2$ 所携带的电子在各传递体间移动并释放能量,释放的能量通过氧化磷酸化作用形成可被植物利用的 ATP (图 4-4)。

面包树

在印度、斯里兰卡热带地区,有一种奇怪的树,它的果实圆圆的,直径 15~20 cm,重达 1 5~2 0 kg,摘下放在火上烤烤就可以吃。酸中带甜,浓郁芳香,很像面包,因而人们管这种树叫面包树。面包树是一种常绿树木,高 7~8 m。它的果实除了当粮食用外,还可以制作各种果脯、果酱和果酒等食品。如果你在院子里种上一棵面包树,如同建造了一座面包工厂,就不愁没有面包吃了。

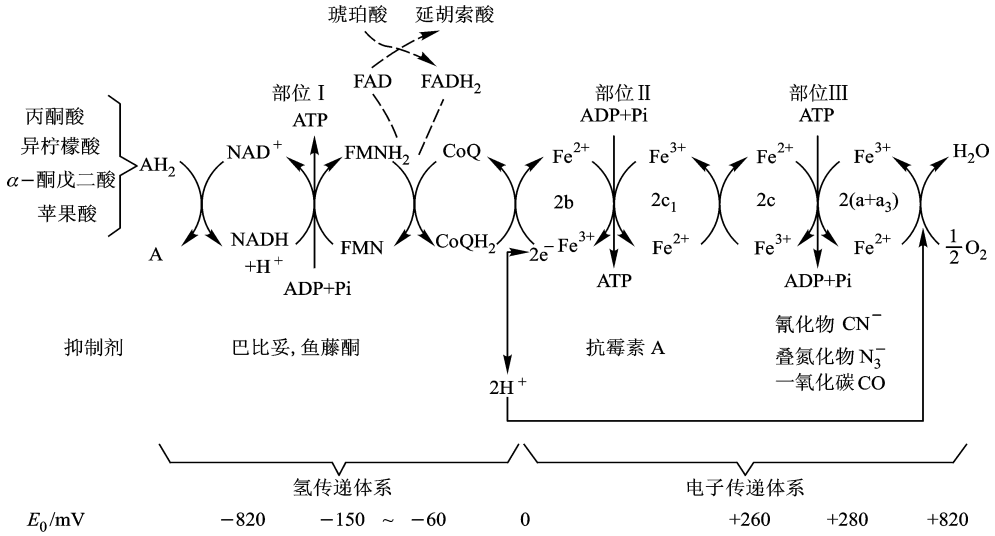


图 4-4　植物有氧呼吸链组成示意图

第三节　呼吸作用的影响因素及调控应用

植物的呼吸随植物的种类、年龄、器官和组织的生理状态的不同而不同，生长旺盛的植物呼吸较高，生长缓慢的植物呼吸较低。表示植物呼吸高低的生理指标是呼吸强度，以单位质量在单位时间内释放二氧化碳的量、吸收氧气的量或质量损失量的多少来表示。

影响呼吸作用的环境条件

1-1　温度

温度对呼吸作用影响的规律是，在最低温度与最适温度之间，呼吸强度随温度的升高而加快 超过最适温度后，呼吸强度随温度的升高而降低。这是因为温度升高可以加速呼吸作用生化反应速率，同时又加速对酶的钝化作用和对原生质结构破坏的缘故。呼吸作用最低点的温度为呼吸最低温度，不同植物呼吸的最低温度不同，松、柏等耐寒树种在 -25 ℃条件下仍能进行呼吸。呼吸作用最高点的温度称最高温度，一般为 45～55 ℃，在该温度下，开始可能比最适温度下呼吸强度还高，但很快急剧下降，这可能是因为原生质和酶都不耐高温的缘故。呼吸作用进行的最快且持续时间最长时的温度就是呼吸最适温度，大多数温带植物呼吸最适温度在 25～35 ℃之间。

1-2　氧气和二氧化碳

氧气是植物正常呼吸的重要因子，植物的呼吸强度随氧浓度的升高而增大。氧浓度下降，有氧呼吸降低，无氧呼吸增高。短时期的无氧呼吸和局部的无氧呼吸对植物的伤害还不大，但无氧呼吸时间一久，植物就会受伤死亡。

二氧化碳约占大气成分的0.03%，二氧化碳含量高于5%时，呼吸作用就受到抑制，当含量达到10%时，可以使植物致死。这种现象在土壤板结的深处，尤其是夏秋高温季节，植物根系和土壤微生物的呼吸活动旺盛的情况下常会出现。当土壤水分过多，氧气不足时，根系及微生物无氧呼吸上升，土壤中会积累二氧化碳和乙醇，对根系呼吸等生命活动都有不利影响。在作物生长期间，进行中耕松土、开沟排水等措施，目的之一即在于改善土壤通气条件使根系能进行正常的呼吸作用，以利于根系生长。

1-3　水分

水是生物化学反应的介质，细胞的含水量对呼吸作用的影响很大，在一定范围内呼吸强度随含水量的增加而增加。植物的根、茎、叶和果实等器官在失水过多发生萎蔫时，会出现呼吸作用的暂时上升而后下降的现象。呼吸作用的暂时上升对植物本身无多大积极意义，只是有机物消耗的骤然增加，加快受害进程。

1-4　机械伤害

机械伤害会显著加快植物组织的呼吸强度。首先，正常生活着的细胞内酶与各种底物是隔开的，机械伤害破坏了这种分隔，使底物与酶接触而加快了底物的生物氧化过程。同时，有一部分未受伤的细胞转化为分生组织，形成愈伤组织去修补伤口，这些细胞的呼吸强度比原有细胞要大些。因此，在产品收获、包装、运输及贮藏过程中，应尽可能地防止产品的机械损伤，避免造成损失。

1-5　农药

植物的呼吸受到各种农药的影响，包括杀虫剂、杀菌剂、除草剂与生长调节剂。它们的影响很复杂，有的促进呼吸，有的降低呼吸，在农药使用上一定要注意这些问题。

2　呼吸作用的调节

植物的呼吸作用与其生长发育及外界环境变化相适应，在正常情况下生成的产物和能量既足以满足生物的需要，又不会过多以致造成浪费，这说明生物在其进化过程中形成了一整套有效而灵敏的调节控制系统。否则，植物要在变化无常的外界环境下维持其正常的生命活动，将是完全不可能的。

2-1　氧气的调节——巴斯德效应

巴斯德效应是指氧抑制乙醇发酵的现象，因为是法国微生物学家巴斯德(Pasteur)首次发现而得名。他发现在低氧浓度下，有利于酵母的发酵；而高氧浓度则抑制发酵，也就是说氧能抑制

酒精发酵。以后在植物组织中也发现有这种现象。假如植物组织周围的氧浓度,从零开始顺次增加时,发酵的产物累积逐渐减少,这就说明糖酵解的速率降低了。这种有氧氧化抑制糖酵解的现象,就是巴斯德效应的一种表现。

长期以来,人们一直在探索巴斯德效应的原因,到目前为止还不是很清楚,只能粗略介绍一些。在有氧条件下为什么会抑制发酵,这个问题的原因是乙酸发酵或乳酸发酵过程中,3-磷酸甘油醛氧化为1,3-二磷酸甘油酸时,同时伴随有 NAD^+ 被还原为 $NADH+H^+$。而还原型 $NADH+H^+$ 又用于丙酮酸或乙醛的还原生成乳酸或乙醇,从而使 $NADH+H^+$ 被氧化。可是在有氧条件下则不同,上述产生的 $NADH+H^+$ 在透过线粒体膜的过程中进入电子传递链去还原氧形成水,而不能去还原丙酮酸和乙醛,致使发酵作用自然会停止。由于丙酮酸不能被还原,就只能通过氧化脱羧形成乙酸辅酶 A,这样也就促进了三羧酸循环的进行。

在有氧条件下,糖酵解的速度减慢还因为涉及到两种调节酶,即 6-磷酸果糖激酶和丙酮酸激酶。这两种酶在有氧条件下使 ATP 和柠檬酸的浓度升高,从而又反馈抑制了这两种酶,使糖酵解作用减慢。

2-2 能荷的调节

细胞中贮存能量的化合物主要是腺苷酸类化合物,如 AMP、ADP 与 ATP。许多放能反应都与 ATP 的形成相偶联。在这些反应中,ADP 作为一个底物,它们常常对反应进行的速度起限制作用,这种现象在底物水平磷酸化与氧化磷酸化方面都有存在,因此,ADP 的可用性对糖酵解与电子传递过程都具有调节作用。腺苷酸中的 ATP+ADP+AMP 在细胞中的总量是一定的,但是它们之间的比例却变化很大。这三种化合物的能量水平又相差很大。例如 ADP 含有的能量只有 ATP 的 1/2,如果全部腺苷酸都是 ATP,则能量水平达到最高点,如果全部是 AMP 则能量水平最低。能荷就是表示这种腺苷酸能量水平的一个指标。

能荷百分率可用下式表示:

$$\text{能荷}(\%)=\frac{[ATP]+1/2[ADP]}{[ATP]+[ADP]+[AMP]}\times 100\%$$

从上式可见,能荷的数值在 0～100% 之间变动。通常细胞的能荷保持 80% 的状态,在这个水平上受到反馈控制;当能荷很低时,能促进 ATP 合成作用的加速与 ATP 利用过程的减慢,将能荷水平提高;反之,将能荷降低下来。这样就对呼吸代谢起着调节作用。

2-3 NADH/NAD^+ 比对代谢的调节

在 EMP-TCA 循环中生成 NADH,而 NADH 和 NAD^+ 常以一定的比例存在。如糖酵解过程中 3-磷酸甘油醛氧化时形成的 NADH,使比值增高;在乳酸发酵和乙醇发酵时用于丙酮酸(或乙酸)还原,就会促使糖酵解的进行。可是在有氧条件下,NADH 进入呼吸链,使两者比值下降,而不会用来生成乳酸或乙醇,会使发酵过程减慢。

3 调控呼吸在农业生产上的应用

调控呼吸对于作物生长发育,有机物运输分配,经济产量形成,以及农产品的贮藏保鲜等具

有重要实际意义。

3-1　调控呼吸作用在作物栽培管理中的应用

种子萌发是植物有机体表现生命活动极为强烈的一个时期。特别是种子吸水后呼吸作用和酶的变化,相当明显。一般种子萌发过程中呼吸强度的变化包括四个阶段即:急剧上升—滞缓—再急剧上升—显著下降。总的趋势是呼吸作用不断加强。

其所以第二阶段出现呼吸滞缓是与种皮阻碍气体交换有关,如剥去种皮的种子,其呼吸滞缓期即缩短或不明显。第四阶段显著下降是由于种子在暗处萌发,贮藏的营养物质大量消耗和解体,呼吸基质减少,又没有光合产物的补充所致。种子萌发时另一生理生化变化是酶数量的增多和活力的加强。这样就加快了贮藏物质的水解与转化。种子萌发阶段酶的形成有两个来源,一是种子中早已存在的束缚酶,吸水后很快活化起来,如 β-淀粉酶,磷酸化酶等;二是重新合成的,如 α-淀粉酶,脂肪酶,硝酸还原酶等。

为使种子萌发顺利,促使其呼吸加强,实践中采用谷物浸种,催芽和深翻播种措施。

3-1-1　浸种、催芽与播种

呼吸作用既能释放能量以供作物各种生理过程的需要,又为机体内主要有机物的合成提供间接原料,所以呼吸作用不仅影响植物的无机营养和有机营养,也影响到有机物的转化和运输,进一步影响植物的生长。

谷物种子浸种催芽时用温水淋种和不时翻种,目的就是控制温度和通气,使呼吸保持适度以利迅速出芽。作物种子播前深翻松土,作物中耕除草,黏土掺砂等都是为了改善土壤通气条件,以利种子萌发,促使根系良好生长。

3-1-2　果树修剪

果树夏剪中去萌蘖,有利果树的通风透光。通风是降低冠内温度,控制呼吸,降低消耗。透光是为了加强光合作用,增加物质积累,达到树体层层有果,上下有果,内外有果的立体结果的目的。

3-1-3　施肥和除草剂的使用

施N肥过多造成枝叶旺长,呼吸作用消耗增强。水田使用选择性除草剂时,一般是先排水后施药。促进杂草加快分化和生长,从而促进杂草呼吸,然后再满深水,让杂草淹没于水中,使它的生长和呼吸作用均受到抑制,这就是水田化学灭草的生理机制。

3-2　调控呼吸作用在农产品贮藏中的应用

3-2-1　粮油种子的贮藏

种子是有生命的机体,不断进行着呼吸作用,呼吸强度的高低,要由种子所处内外条件来决定。但总的趋势是:呼吸强度高,引起有机物的大量消耗,放出的水分会使粮堆内部湿度加大,呼吸放出的热量,使粮温增高,这些变化反过来又会促进呼吸增强,最后导致发热霉变,使粮油种子的质量发生变化。因此,在贮藏过程中,必须降低呼吸强度,确保安全贮藏。要使粮油种子安全贮藏,要求种子呈风干状态,含水量一般在8%～16%(因种子而异),可称安全含水量,又称临界含水量。

当含水量超过安全含水量时,呼吸强度急骤升高。经过分析,种子本身呼吸增高并不快,主

要是种子上附着的微生物,它们在75%的相对湿度中可迅速繁殖。微生物数量增多,呼吸也增强。因此使用药剂杀菌消毒就可使种子的呼吸不那么强了。

安全含水量对种子安全贮藏固然很重要,但它也受气温和湿度变化的影响,因此在粮油种子贮藏工作中应掌握大气湿度和仓内湿度的变化规律,根据此规律可应用通风和密闭的方法以降低呼吸作用。在冬季或晚间开仓,西北冷风透入粮堆,降低粮温。在春末夏初的梅雨季节可进行密闭贮藏,防止外界潮湿空气侵入。密闭方式贮藏必须以粮食干燥,无虫无菌为基础。

由上所述,有效的干燥或必要的低温,才使常年安全保管成为可能。从现有的经验来看,干燥和低温,特别是有效的干燥,是常年安全贮藏的主要途径。但有时遇到阴雨或某些成品粮,无法进行翻晒降低含水量,或在高温季节很难保持必要的低温,在这种情况下,高温季节对某些水分较高或容易发热变质的粮食,采用缺氧保管的方法,可取得较好效果。目前有用真空充氮、充二氧化碳或密封自行缺氧的方法,以抑制粮油种子的呼吸,保持粮食的新鲜度,效果良好。

3-2-2 果蔬贮藏

采收以后的肉质果实,虽离开了母体而呼吸作用仍继续进行。果蔬贮藏不能像粮油种子那样先行干燥,因为干燥会造成皱缩,失去新鲜状态,呼吸反而加强。因此,必须了解果蔬成熟过程中呼吸作用变化规律,根据其规律采取适当的方法,以控制其呼吸作用,达到贮藏保鲜的目的。

果实在整个成长过程中,先是子房发育成为果实,伴随着大量有机物的运入和转化,使果实不断膨大,当果实体积长到应有的大小,生长停止,营养物质积累也基本停止,这一阶段果实的呼吸作用是逐渐下降的,直至生长停止,呼吸作用降到最低点,此时果实生硬,缺乏甜味,酸涩。

果实成熟之前,呼吸强度有一明显的上升,出现一个呼吸高峰,称呼吸跃变。呼吸高峰的出现,意味着果实已达成熟,进入可食状态,此期过后仍不食用,将要烂熟而失去食用价值。对这样的果实应采取措施减弱其呼吸作用,推迟或降低呼吸高峰,是延长贮藏期的关键。

关于呼吸高峰与成熟之间的关系问题目前比较明确的是:成熟是由于果实内产生了成熟激素——乙烯,乙烯可促使呼吸的加强,从而加速了果实的成熟。因此如何控制乙烯的产生,降低呼吸作用又是一个综合因素的影响。

温度对呼吸高峰的出现影响极大,洋梨的呼吸高峰出现随温度的增加而提早且峰值提高。因此应当低温贮藏,但不是越低越好,太低了容易发生冻害。湿度对果蔬贮藏也有重要的影响,贮藏期间果蔬常因得不到水分的补充,不仅造成萎蔫,而且正常的呼吸也受到破坏。由于缺水使酶的活动趋向于水解作用,从而加速了细胞内可溶性物质的水解,使组织衰老削弱了果实固有的耐藏性和抗病性。因此,在贮运中,防止水分损失,保持一定的湿度就显得特别重要。

多汁果蔬贮藏保鲜可采用调节气体成分,抑制呼吸作用的气调法,目前在国内普遍使用,效果较好。

3-2-3 植物的抗病性与呼吸作用的关系

植物受到病原物侵染后,被侵染的植物呼吸作用通常都会增强。如棉花感染黄萎病后,体内的多酚氧化酶和过氧化物酶的活性加强。小麦感染锈病后,体内的多酚氧化酶和抗坏血酸氧化酶活性加强。还有吸呼上升的幅度及持续的时间长短也与抗病性有关,抗病力强的植株染病后,呼吸强度上升的幅度大,持续时间长。抗病力弱的则相反。

植株感病后呼吸加强的原因可从以下几方面分析:病原微生物有强烈的呼吸作用,致使寄生植物表观上的呼吸上升。寄主呼吸作用加强,是因为病原菌侵入寄主后,呼吸基质与有关酶接触

机会增加，呼吸的生化过程明显加强。寄主受侵染以后，呼吸作用的生化途径发生变化。如前所述，植物感病后糖酵解酶系可能被抑制，而磷酸戊糖途径酶系活化，使这条途径增强，氧化磷酸化作用解偶联，大部分能量以热的形式释放出来，使感病组织的温度升高。

感病后寄主的呼吸加强使其具有一定的抗病力，主要是借以消除病原菌分泌的毒素，使之氧化分解成二氧化碳和水及其他无毒物质。其次是被侵染部分的细胞呼吸加强，促使其坏死，使病原菌在死细胞中不能继续发展，被困死在一个小范围内，死细胞成为健康细胞的保护圈。再次是呼吸作用有助于伤口愈合。最后，是呼吸作用可抑制病原菌体内水解酶的活性，从而限制或中断对病原菌营养的供应，以终止病原菌的蔓延。

复习思考题

1　简述影响呼吸作用的环境因子。

2　粮食入库贮藏前必须使其含水量降低至一定的水平，解释原因。

3　气调贮藏水果蔬菜的条件是低温、高湿和少氧环境，说明其工作机制。

4　陆生植物为什么不能长期浸泡在水中？

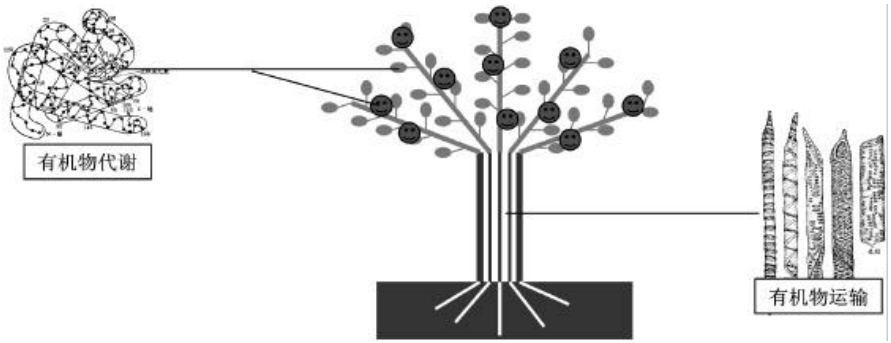
5　机械伤害为什么会增强植物的呼吸作用？

你能抱起一粒种子吗？

一粒列当种子只有百万分之一克左右，而有的植物种子却大得出奇。复椰子的种子长 50 cm，最大的重量达 15 kg，是世界上最大的种子。它的中间有条沟，好像一对连体兄弟。外果皮由海绵状纤维组成，里面是具有硬壳的内核，才是植物学上所说的种子。复椰子每年只抽出一片长 7 m、宽 2 m 的大叶子，从开花、授粉到种子成熟需要历时 13 年之久，而种子发芽则要三年，难怪它长得这么大。

呼吸作用是为生命活动提供可利用的能量的生理过程，呼吸作用的停止意味着生物体的死亡，呼吸作用还为植物体内多种重要有机物的形成提供原料及还原剂，因此可以把呼吸作用看作是植物体内新陈代谢的中心。植物主要以糖作为呼吸基质，呼吸作用有两种类型，即无氧呼吸和有氧呼吸。高等植物的无氧呼吸亦称糖酵解作用，有两种类型，产物为乳酸的称乳酸发酵，产物为乙醇称乙醇发酵。无氧呼吸是有氧呼吸的第一阶段，有氧呼吸和无氧呼吸是从一些相同的反应开始的，在产生丙酮酸后才分道扬镳。植物的呼吸作用有糖酵解、糖酵解－三羧酸循环和磷酸戊糖途径三条途径，分别在细胞质、线粒体和细胞质中进行。氧化过程中偶联着磷酸化作用，将能量释放出来，贮存于 ATP 中。呼吸作用的强弱是受植物体内在条件的影响和外界条件的制约。农作物栽培管理、果树花木修剪、粮油种子贮藏、果蔬保鲜等实践活动都是以如何调控植物的呼吸作用为基础的。

第五章　植物体内有机物的代谢与运输



目的要求：了解植物体内有机物代谢的原理和途径，学习有机物代谢与植物生长发育的关系，掌握植物体内有机物的运输系统、运输机制和同化物的运输与分配规律。

学习要点：糖、脂质、蛋白质、核酸的合成与分解，有机物代谢与植物生长发育；代谢源、代谢库，植物体内有机物的运输系统，筛管及伴胞的作用，有机物的运输形式，方向和影响因素；有机物的运输规律与分配规律。

第一节　植物体内有机物的代谢

植物的绿色组织进行光合作用合成的有机物主要是糖类。这些光合产物一小部分留在叶子内，供叶子本身的生长及呼吸消耗外，绝大部分运往植物体的其他非绿色部分。或作为呼吸作用的原料，或通过转化用于构成植物体的结构物质（细胞壁中的果胶物质及纤维素，原生质中的氨基酸及蛋白质），或运往贮藏组织、器官，转化为贮藏物质（淀粉、蛋白质和脂肪）。当植物的种子、块根、块茎萌发时，其中的贮藏有机物发生分解，分解产物运往幼苗，供其生长利用。因此，植物体内有机物成分不是处于静止状态，而是处在不断地合成、分解和互相转化的变化之中，这些变化过程称为有机物的代谢。广义的代谢包括光合作用，呼吸作用以及所有有机物的合成、分解和相互间的转化过程。本节主要讨论糖类、脂质、核酸和蛋白质四类物质的代谢过程。

糖类的代谢

糖类的种类很多，本节重点说明蔗糖、淀粉的合成与分解的生化过程。

1-1　蔗糖的合成与分解

蔗糖广泛分布于植物界，甘蔗、甜菜和水果中含量较多。蔗糖是植物体中有机物运输的主要形式，也是高等植物组织中糖类贮藏和积累的主要形式。

1-1-1　蔗糖的合成

蔗糖是由一分子葡萄糖和一分子果糖构成的一种双糖，合成蔗糖所需的葡萄糖是由 UDPG（二磷酸葡萄糖尿苷）供给的。根据酶的不同，合成途径分为两条。

磷酸蔗糖合成酶催化途径：

$$\text{UTP}+1\text{-磷酸葡萄酶} \xrightarrow{\text{UDPG 焦磷酸化酶}} \text{UDPG}+\text{PPi}$$

$$\text{UDPG}+6\text{-磷酸果糖} \xrightarrow{\text{磷酸蔗糖合成酶}} \text{磷酸蔗糖}+\text{UDP}$$

$$\text{磷酸蔗糖} \xrightarrow{\text{磷酸蔗糖酯酶}} \text{蔗糖}+\text{Pi}$$

蔗糖合成酶催化的途径：

$$\text{UDPG}+\text{果糖} \xrightarrow{\text{蔗糖合成酶}} \text{蔗糖}+\text{UDP}$$

1-1-2　蔗糖的分解

蔗糖可在蔗糖酶（转化酶）的催化下水解，生成葡萄糖和果糖。

$$\text{蔗糖}+H_2O \xrightarrow{\text{蔗糖酶}} \text{D-葡萄糖}+\text{D-果糖}$$

1-2　淀粉的合成与分解

1-2-1　淀粉的合成

淀粉是植物重要的贮藏多糖，粮食作物的种子、块根、块茎含淀粉最多。淀粉的合成是由几种酶来催化的，每一种酶都有其自己催化的底物和引物（葡萄糖受体）。

直链淀粉的合成　催化葡萄糖形成 α-1,4-糖苷键合成直链淀粉的酶类是二磷酸葡萄糖尿苷转葡萄糖苷酶和二磷酸葡萄糖腺苷转葡萄糖苷酶。上述两种酶又称淀粉合成酶。催化 α-1,4-糖苷键的合成。

$$\text{UDPG}+\underset{\text{引物}}{(\text{葡萄糖})_n} \xrightarrow{\text{UDPG 转葡萄糖苷酶}} (\text{葡萄糖})_{n+1}+\text{UDP}$$

$$\text{ADPG}+\underset{\text{引物}}{(\text{葡萄糖})_n} \xrightarrow{\text{ADPG 转葡萄糖苷酶}} (\text{葡萄糖})_{n+1}+\text{ADP}$$

这个反应重复下去，便可以使链继续延长，形成直链淀粉分子，实验结果表明，在植物与微生物体内用 ADPG 合成淀粉是主要途径，至少有 75%的淀粉是由 ADPG 合成的。

支链淀粉的合成　上述酶催化 α-1,4-糖苷键的形成，合成直链淀粉和支链淀粉的主链。在

支链淀粉的分支点上尚有 α-1,6-糖苷键,这种键由另一种酶来催化,在植物中这种酶称 Q 酶。Q 酶能催化 α-1,4-糖苷键转变为 α-1,6-糖苷键,将直链淀粉转变为支链淀粉。其过程是直链淀粉在 Q 酶的作用下,从直链淀粉的非还原端切下一段约 6～7 个葡萄糖残基,将它转移到直链淀粉的一个葡萄糖残基的 C_6 上,并以 C_1 与 C_6 形成 α-1,6-糖苷键的分支。

1-2-2　淀粉的分解

淀粉的分解有水解和磷解两种反应。

水解作用　淀粉的水解由淀粉酶催化,淀粉酶有 α-与 β-淀粉酶两种,二者只能催化水解淀粉中的 α-1,4-糖苷键。α-淀粉酶可水解淀粉中任何部分的 α-1,4-糖苷键。β-淀粉酶是从淀粉的非还原端开始水解。水解淀粉分支点 α-1,6-糖苷键的酶为 R 酶。支链淀粉在上述三种酶催化下,产物也和直链淀粉一样,有葡萄糖和麦芽糖,所产生的麦芽糖在麦芽糖酶的催化下,分解为两分子的葡萄糖,在植物体内麦芽糖酶与淀粉酶同时存在。

磷解作用　淀粉在磷酸化酶的催化下分解为磷酸葡萄糖。

1-3　糖类的相互转化

各种糖类在植物体内都经常发生相互间转化。在光合作用的碳循环中和呼吸作用的糖酵解作用中,以及在上述的糖类合成和分解过程中,都有这类物质的相互转化。此外,在植物体内还有其他的糖类的相互转化反应。

1-4　糖类代谢与植物生长发育的关系

在植物的整个生长发育过程中,糖类代谢都在不断的进行着。种子萌发,营养器官旺盛生长及结实器官成熟时,糖类转化尤为强烈 (图 5-1)。

禾谷类和菜豆等种子以及薯类等贮藏器官均以淀粉为主要贮藏物。萌发时,其中的淀粉迅速分解为糖,以供幼苗呼吸和生长之用。例如,水稻种子萌发时,胚分泌赤霉素到糊粉层,诱导形成 α-淀粉酶,α-淀粉酶转移至胚乳,催化淀粉分解为麦芽糖。麦芽糖再进一步分解为葡萄糖。淀粉磷酸化酶在催化淀粉分解的过程中也起一定的作用,生成的 1-磷酸葡萄糖脱去磷酸后转变为葡萄糖。在胚乳中也含有少量的蔗糖,在蔗糖酶的催化下分解为葡萄糖。葡萄糖由胚乳运至盾片,在盾片中又转化为蔗糖,蔗糖转运到胚芽、胚根中去,以供胚的生长。

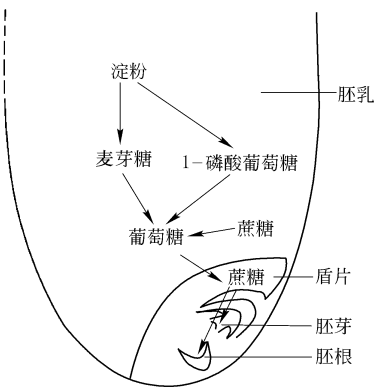


图 5-1　种子萌发时淀粉的转化

种子和果实均是贮藏器官,在成熟过程中叶子的光合产物通过输导组织源源不断地运进种子和果实,并在其中贮藏起来,大都进行合成转化。由于种子或果实的种类不同,其贮藏物的种类也不一样。禾谷类种子贮藏物以淀粉为主。在籽粒内只有少量可溶性糖,其含量随籽粒成熟而微有下降。油料作物如花生、大豆、油菜等的成熟种子,在发育的初期先积累糖类,至后期才转化为脂肪贮存起来。各种水果中均有相当数量的可溶性糖,有葡萄糖、果糖和蔗糖。但在不同种类的果实中的糖类成分不同。例如,柑橘果实中蔗糖、葡萄糖和果糖的比例约为 2∶1∶1,苹果中则以果糖为主。有

些果实,如香蕉、苹果等在发育前期主要积累淀粉,含糖量较低,到果实成熟时,淀粉分解转化为糖。

2 脂肪的代谢

植物体内的脂肪主要是作为贮藏物质,以小油滴状态存在于细胞中,主要分布在种子或果实内。油料作物种子(蓖麻、芝麻、花生、向日葵和文冠果等)、大多数野生植物种子和一些植物的果肉都有脂肪存在。

2-1　脂肪的合成

脂肪是由甘油和脂肪酸合成的甘油三酯。植物细胞中先合成甘油和脂肪酸,二者再缩合生成脂肪(甘油脂肪酸三酯)。

2-1-1　甘油的合成

甘油来自糖酵解的中间产物磷酸二羟丙酮,后者在细胞质中以磷酸甘油脱氢酶为催化剂,还原为 α-磷酸甘油。

2-1-2　脂肪酸的合成

由乙酸辅酶 A 合成脂肪酸,其合成过程是一个循环过程。乙酸辅酶 A 是这个合成过程的起始物质,它以先转变成丙二酸单酰辅酶 A 的形式参加合成反应。每一次合成循环是由四步反应完成,即缩合、还原、脱水、再还原。经过一次合成循环后,便在乙酸辅酶 A 上增加两个碳原子,形成了丁酸辅酶 A,以后每经过一次合成循环,就可在原有脂肪酸碳链上增加两个碳原子,使链的长度逐次增加。如此经过 7 次循环后,合成过程终止在十六碳脂肪——软脂酸。

2-1-3　脂肪的生物合成

α-磷酸甘油在磷酸甘油转酰酶的作用下与脂酰辅酶 A 反应生成 α-磷酸甘油二酯和辅酶 A,α-磷酸甘油二酯在磷酸酯酶的催化下水解生成甘油二酯和磷酸,甘油二酯再与脂酰辅酶 A 作用生成甘油三酯(脂肪)。

2-2　脂肪的分解

生物体内广泛存在着脂酶,它能催化脂肪水解为甘油和脂肪酸。

甘油经磷酸化作用和氧化作用转化为磷酸二羟丙酮,再异构化成 3-磷酸甘油醛,进入有氧氧化途径,彻底氧化分解成二氧化碳和水,同时释放出大量能量,磷酸二羟丙酮也可和3-磷酸甘油醛缩合为1,6-二磷酸果糖,进一步转化为葡萄糖和淀粉。

2-3　脂肪与糖类相互转化

植物体内常发生脂肪和糖类的相互转化,例如,在油料作物种子成熟时相当多的糖类就转变成了脂肪。脂肪分子中的甘油是由己糖通过糖酵解作用生成的磷酸二羟丙酮转变成的,合成脂肪酸所需的乙酸辅酶 A 也是由丙酮酸氧化脱羧生成,所以脂肪是由糖类转化而来的。

由脂肪转化为糖类的过程比较复杂,脂肪先分解为甘油和脂肪酸。甘油可通过糖酵解的逆转而转化为糖。脂肪酸经 β-氧化分解为乙酸辅酶 A 以后通过乙醛酸循环而转化为糖,这称为

葡萄糖生成作用。

2-4　脂肪转化与植物生长发育的关系

在植物体内,脂肪转化以种子萌发及成熟时进行得最为强烈,从下面几方面加以叙述:

2-4-1　种子萌发时的脂肪转化

在自然界中,大多数植物的种子都是以脂肪作为主要的贮藏物,这是因为脂肪分子中的碳比糖类和蛋白质分子中的碳处于更还原状态,在氧化时能放出较多的能量,每克脂肪氧化时放出约 3.9×10⁴ J 热量,每克蛋白质放出 2.3×10⁴ J 热量,每克糖类只放出 1.8×10⁴ J 热量。所以脂肪是贮藏能量的最好形式。但油料种子在萌发时只有小部分脂肪直接供作能量来源,大部分则先转化为糖类,而后再用以供种子萌发时呼吸及幼苗生长之用(图 5-2)。

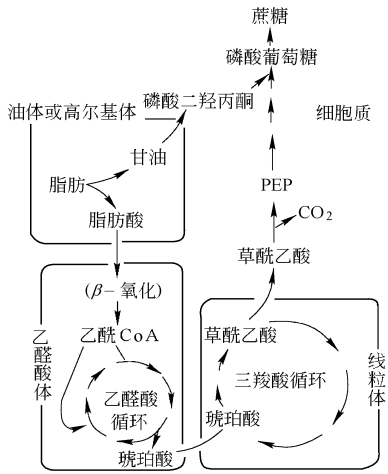


图 5-2　种子萌发时的脂肪转化

脂肪分解后形成的甘油在种子内并不积累,可进一步被氧化分解或转变为糖。所以,油料种子萌发时,随着脂肪含量的减少,糖类的含量则增加。发芽的花生种子有甜味即是脂肪转变为糖的结果。

2-4-2　种子成熟时的脂肪转化

油料作物种子成熟过程中发生着和种子萌发时相反的生化变化。整个过程中,先积累糖类,随种子成熟,糖类含量逐渐减少,脂肪逐渐增多。油料作物种子在形成脂肪的过程中,先形成饱和脂肪酸,然后转变为不饱和脂肪酸,先形成游离脂肪酸,以后才逐渐形成甘油酯。所以,种子要达到充分成熟,才能完成这些转化过程。如果在未完全成熟就收获,由于脂肪的合成过程尚未完成,不但种子含油量低,而且油质也差。脂肪的合成和植物的呼吸作用有密切关系。这是因为呼吸作用的中间产物是合成脂肪的原料,同时呼吸作用也为合成脂肪提供所需要的能量。据测定:大豆种子在花后 10～30 天,呼吸强度急剧上升,这时也正是大豆种子强烈积累脂肪和蛋白质的时期。

3　核酸的代谢

人们早就知道生物的遗传现象。细胞核中的染色体是遗传物质,它由许多基因构成。基因的化学成分是脱氧核糖核酸(DNA)。DNA 特殊的化学结构,可以成为控制生物发育传递信息的载体。每一个物种都有一套表示其特殊的 DNA 分子。生物与生物之间的差异,就是这些遗传物质分子结构上的差异演化造成的。

3-1　核酸的合成

核酸的基本组成单位是核苷酸,核苷酸在细胞内合成有两条基本途径:一条是以体内的氨基酸,磷酸核糖,CO_2 和 NH_3 等简单的前体物质合成;另一条途径是由体内核酸分解产生的碱基

或核苷转变的核苷酸。

生物遗传信息以密码的形式编码在 DNA 分子上，表现特定的核苷酸排列顺序，并通过 DNA 的“复制”把遗传信息由亲代传递给子代。在后代的个体发育过程中，遗传信息自 DNA“转录”到 RNA 分子上，然后通过 RNA 翻译成为特异蛋白质中的氨基酸排列顺序，通过蛋白质以执行各种生命机能，使后代表现出与亲代相似的遗传特征。

3－2　核酸的分解

核酸是由四种单核苷酸以磷酸－3,5－二酯键连接起来的，若将核酸分解，首先在核酸内切酶和核酸外切酶的催化下将二酯键拆开，生成单核苷酸或寡核苷酸（几个单核苷酸组成的）。各种单核苷酸在核苷酸酶的催化下水解成核苷和磷酸。核苷经核苷酶作用分解为嘌呤碱或嘧啶碱和戊糖。所有生物的细胞都含有与核酸代谢有关的酶类，能分解各种核酸，促使核酸分解更新。核酸分解产物的戊糖可进入磷酸戊糖途径，嘌呤碱和嘧啶碱还可进一步分解或再被利用。

4　蛋白质的代谢

经过 DNA 的复制，RNA 的转录已将遗传信息贮存起来，但如何将遗传信息表达出来，则需要在 RNA 指导下合成活性蛋白质。

4－1　蛋白质的合成

蛋白质是在 mRNA 的指导下合成的，这一过程称作翻译。所谓翻译是指由 mRNA 上四种不同碱基组成的密码被“解读”成为不同氨基酸排列顺序。mRNA 中核苷酸的顺序决定蛋白质多肽链中氨基酸顺序，这种在 mRNA 分子中决定氨基酸排列顺序的核苷酸组称为遗传密码。

tRNA 亦称转运 RNA，现已发现的 tRNA 有 80 余种，每个 tRNA 分子大约由 73～93 个核苷酸组成。它主要功能是能识别 mRNA 上的密码子和携带与密码子相对应的氨基酸，并将氨基酸转运到核糖体中，合成蛋白质。

核糖体（rRNA）是合成蛋白质的场所，它的结构复杂，由大小两个亚基构成。小亚基有供 mRNA 附着的部位，可以容纳两个密码的位置。大亚基有供 tRNA 结合的两个位点，一个称 P 位点，是 tRNA 携带多肽链占据的位点，又称为肽酰基位点。另一个称 A 位点，为 tRNA 携带氨基酸占据的位点称为氨酰基位点。

蛋白质在核糖体上合成，首先是氨基酸与 tRNA 连接，然后运至核糖体。蛋白质合成中往往是多个核糖体附着在一条 mRNA 链上，共同参加多肽链的合成。这种多个核糖体附着于同一条 mRNA 链上的结构称多聚核糖体。在多聚核糖体中，每个核糖体都可合成一条多肽链。

4－2　蛋白质的分解

蛋白质在蛋白酶的催化下，使多肽链的肽键水解断开，最后生成 α－氨基酸。蛋白酶可分为肽链内切酶，肽链外切酶和二肽酶三类。肽链内切酶水解肽链内部的肽键，如胃蛋白酶，木瓜蛋白酶。肽链外切酶只水解肽链两端氨基酸所形成的肽键，如羧肽酶，氨肽酶。二肽酶只水解二肽。蛋白质在一系列酶相互协同反复作用下，最终能将蛋白质或多肽链水解为各种氨基酸的混

合物。

4-3 蛋白质代谢与植物生长发育的关系

蛋白质代谢与植物的生命活动有密切关系,下面从几个具体问题加以阐述:

4-3-1 种子发芽

种子发芽时,贮藏组织内的蛋白质含量下降,胚中的可溶性氮则增加,幼苗体内常含有大量酰胺(谷氨酰胺和天冬酰胺),说明种子发芽时,贮藏组织内的蛋白质水解为氨基酸,这些氨基酸转移至正在生长的胚中去。因此,种子萌发由胚生长成幼苗所需要的氮素营养来自种子内的贮藏组织(子叶或胚乳)。当幼苗生长到一定天数后,种子内的贮藏氮素被耗尽,这时必须从土壤中吸收氮素营养。

4-3-2 营养器官的生长

幼苗叶子开始伸展并转绿时,叶子内的蛋白质及 RNA 含量均迅速增加,这主要是叶绿体蛋白质的增加,细胞质、线粒体的蛋白质也有所增加的结果。说明此时期发生着蛋白质的合成,直到叶子衰老时,蛋白质才发生分解,其分解产物运回到植株的其他部位内。根生长过程中的蛋白质代谢也和叶子相似。豌豆根尖末端的分生区开始,直到离末端约 12 mm 处的细胞成熟区,按每个细胞的含量计算,其蛋白质和 RNA 的含量急剧增加。DNA 含量也略有增加,但不如上述二者那么明显,这说明根细胞在增大过程中,蛋白质、RNA、DNA 含量均有不同程度的增加。因此,营养器官如叶子和根的生长过程中,要求有适当的氮素营养供应。

树木的芽在春季萌发时,其生长所需的氮素大部分是由枝条树皮内的贮藏物(主要是蛋白质)供应。春季芽萌发前,树皮内的蛋白质开始分解为氨基酸与酰胺。芽萌发后,树皮内的蛋白质更进一步分解,运输到芽中去,供枝叶生长之用。

4-3-3 开花结果

氮素水平对植物的开花有很大影响。树体只有在较高的糖类含量和中等氮化物含量的情况下,才能大量开花。糖类过少而氮化物过多或过少时,开花很少或不开花。近年来研究认为,植物的开花可能与核酸代谢有关。要求低温春化的植物在低温处理后 RNA 含量增加。解除春化后,RNA 含量下降。试验证明,DNA 和 RNA 的合成是光周期诱导开花所必需的。苹果花芽发育过程中,其总氮量增高,花被部分的氮代谢尤为强烈。花发育时,合成过程迅速进行,开花后花被凋谢时,其中蛋白质迅速分解,分解产物运回植株中去。随着果实的发育,从植株的其他部分调节的氮素运至果实中,果实含氮量也不断增加,而此时茎叶内的含氮量则逐渐减少。

4-3-4 种子成熟

种子内含有贮藏性蛋白质,尤其是豆类种子内极为丰富。种子发育成熟过程中,可溶性含氮化合物不断从植株的其他部分转运到种子中,然后在其中转变为蛋白质。所以,在种子成熟时,其含氮量不断增加。豆类种子成熟时,果实的果荚起着暂时贮藏的作用,将其他部分运来的含氮化合物和其他物质先贮藏在果荚内,以后在种子发育后期,才转移至种子中去。所以,在果实发育的早期,果荚内的蛋白质含量增加。发育后期果荚内的蛋白质分解,含量下降,其分解产物便转移到种子中去。

4-3-5 叶片衰老

叶片充分成长以后,经过一定时期便进入衰老阶段,最后死亡。叶片衰老时其 RNA 含量也

减少，这可说明在叶片衰老时蛋白质的合成是在下降，而分解在增强。在叶细胞进入衰老阶段时，由于液泡膜解体使液泡中的蛋白酶与细胞质中的蛋白质接触，引起蛋白质的分解。当叶片衰老脱落之前，细胞内含物（包括蛋白质）从叶子内大量向茎内转移。在对葱属、小麦、蚕豆等植物的研究观察到，叶片衰老时，叶薄壁组织中的原生质及核物质发生解体及转移。衰老程度越深，这种现象越明显。所以叶片在由衰老以至脱落或枯死之时，其干重也不断下降。

神奇的仙人掌

墨西哥是举世闻名的仙人掌之国，占全国一半面积的北部地区有大片的沙漠，那里的仙人掌科植物几乎占了全世界仙人掌的一半，墨西哥大地似乎特别适合仙人掌的生长。巨大的仙人掌有的高达15 m，有几百个枝叉，仿佛是一座楼。仙人柱有几十米高，像是沙漠上屹立的巨人。最大的仙人球直径有2～3 m，重达1 t。仙人鞭、仙人棒、仙人山，各展风姿，独具魅力。仙人掌的花绚丽灿烂，黄的、红的，喇叭形、漏斗状，最大的直径可达60 cm。仙人掌的果实有鸭蛋大小，颜色多样味道甜美。墨西哥的农民利用仙人掌防止水土流失，保护农田。

仙人掌在墨西哥的历史上有着重要的社会和宗教地位，被当作顶礼膜拜的神明、避邪的神木和治病的妙药。仙人掌确有治疗肛肠出血和炎症的作用，甚至能抑制某些癌细胞。

仙人掌家族特别适合沙漠、半沙漠的生活环境，它的根特别长，不仅能使自己牢牢地站在沙漠里，还特别能吸收土壤深层的水分。它的叶子退化成了小刺毛，大大减少了水分的蒸腾散失。仙人掌的茎是绿色的，表面有角质和蜡质，既能减少蒸腾出去的水分，又能代替叶子进行光合作用。由于仙人掌的茎肥厚多汁，在下雨时能很快生长并大量贮存水分。沙漠中往来的行人口渴时，劈开仙人掌的茎，就可取用里面的积水来滋润喉咙。据说，最大的仙人掌能贮存几百千克的水。

第二节　植物体内有机物的运输

植物不断地从环境中吸取必要的营养，同时又不断地把体内的物质与能量相互传递，才能维持植物的生存、生活和生长。高等植物的器官有明确的分工，叶片是光合作用合成有机物的基地，植物各器官组织所需的养料主要由叶片供应。细胞组织之间之所以能互通有无，制造、吸收营养物质的器官与消耗、积累营养物质的器官之所以能同时共存，植物之所以能保持一个统一的整体，都完全依赖于体内有效的运输机构，就像动物体内的血液循环一样，它是植物有机体生长、发育的命脉。植物体内制造和提供营养物质的器官（叶片）称代谢源（简称“源”），植物体内消耗和贮藏营养物质的器官（果实、种子）称代谢库（简称“库”）。供应营养物质的源与接收营养物质的库及它们之间的输导组织构成的营养依存单位称“源－库单位”。

1 植物体内有机物的运输系统

植物体内的运输系统主要有长距离运输系统和短距离运输系统。短距离运输系统主要是指细胞内和细胞间的运输，运输距离以微米（μm）计算，通过共质体（胞间连丝）和质外体（自由空间）来完成。长距离运输系统主要是指器官间和组织间的运输，通过输导组织来完成，木质部（导管、管胞）运输水分和无机盐，韧皮部（筛管、筛胞、伴胞）运输同化产物。在这里要注意的是伴胞的生理机能，主要是协助筛管分子完成运输，它为筛管细胞提供结构物质（蛋白质）和信息物质（RNA），维持筛管分子间的渗透平衡，并调节同化物向筛管的装载与卸出（图 5-3）。

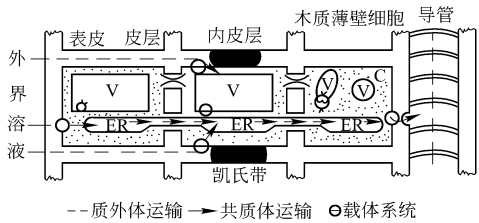


图 5-3　有机物的运输系统

2 植物体内同化物的运输机制

2-1　有机物运输的形式

植物体内有机物运输的主要形式是蔗糖，蔗糖是葡萄糖与果糖分子以糖苷键相连而成的双糖分子。蔗糖的水溶性较强，有利于随着液流运输；植物体内到处存在有分解葡萄糖的酶，但对蔗糖却很难起反应，蔗糖不易分解，这就起到了保护作用，可以安全运输；蔗糖的糖苷键水解时产生的能量多，运输效率较高（高效运输）；蔗糖的某些性质（密度、黏度、表面张力、电解常数、渗透压和扩散系数）与葡萄糖相似，有利于侧向运输。

动脑筋
为什么剥掉树皮大树就要死亡？

2-2　有机物的运输方向

植物体内有机物的运输没有极性，可以向顶部，也可以向基部，但总的方向是由制造营养物质的器官向需求营养物质的器官运输。植物体内有机物运输的方向主要有三种，即：单向运输（木质部运输）、双向运输（韧皮部运输）和横向运输（短距离运输）。

2-3　有机物的运输机制

韧皮部的源端制造同化产物，同化物浓度较高，水势较低，细胞吸水，体积膨大产生较大的压力势。韧皮部的库端因同化产物被消耗和贮存，同化物浓度降低，水势增高，细胞失水，体积缩小，压力势减小。源库端压力势梯度（源高库低）推动同化物不分种类一道由源端向库端转移。

3 植物体内同化物的分配

叶片的光合产物运出以后不是平均地分配到各个器官，而是有所侧重。就整个植株而言，同化物向各器官的运输因生育期的不同而不同，植物不同生育期的生长中心即是光合产物分配的中心，即“优先供应中心库”；从不同部位的叶片来说，它的光合产物有就近供应和运输的特点，一般来说，下位叶片制造的同化物主要运到植株的下位部分及根部，而上位叶制造的同化物主要运到新叶、幼叶、茎顶及花的部位，即“就近分配”；同化物还有向同侧器官分配较多的特点，即“同侧分配”（图 5–4）。

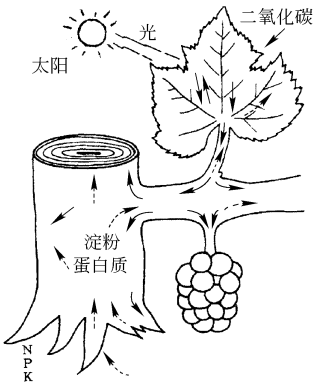


图 5–4　同化物的分配

动脑筋

为什么果树生产上要适当进行疏花疏果？

复习思考题

1　简述植物体内同化物的运输系统。

2　什么是伴胞？伴胞有哪些生理机能？

3　什么叫代谢源和代谢库？说明有机物的运输机制。

4　植物体内有机物是以什么形式运输的？有什么优点？

5　同化物分配的基本规律是什么？

本章小结

植物体内的有机物质主要是糖、脂质、蛋白质和核酸。淀粉分为直链淀粉和支链淀粉，淀粉的分解有两种方式，即水解和磷酸解。蔗糖是由葡萄糖和果糖形成的二糖，水解后产生等量的葡萄糖和果糖。脂肪是由甘油（丙三醇）和高级脂肪酸所构成的甘油三酯，脂肪中的脂肪酸绝大多数都是含碳量高的偶碳化合物。DNA 是遗传信息的携带者，RNA 是遗传信息的传递者，DNA 的合成称为复制，特点是半保留复制。RNA 的合成称为转录，特点是不对称转录。蛋白质是生物功能的对外表达者，蛋白质是以 mRNA 为模板，由 tRNA 搬运氨基酸，在核糖体上合成的。

植物体内制造和提供有机物质的器官称为代谢源，贮藏和消耗有机物质的器官称为代谢库，有机物由代谢源经输导组织的运输流向代谢库。植物体内的运输分为长距离运输和短距离运输两种，长距离运输中木质部运送水分和无机盐，韧皮部运送有机物。植物体内有机物运输是一个复杂的生理过程，受植物体各部分的特性和许多环境条件的综合影响，

亦即决定于源和库之间的代谢强度。

植物体内有机物的主要运输形式是蔗糖,植物体内有机物的分配原则是就近分配、同侧分配和优先供应中心库。同化物分配与产量关系很大,提高产量的一个重要方面是在一定生物产量基础上使同化物更多地分配到经济器官中,即提高作物的经济系数。

第二篇　植物生长与环境调控

环境条件影响植物的生长发育，水（水分）、肥（营养）、气（大气）、热（温度）和土（土壤）客观决定植物的生命进程。作物栽培就是根据生产目标，为植物的发育提供最适合的生长环境，让植物按照人们的要求去生活，为人类生存提供粮食、水果和其他生活必须用品。

第六章　植物生长与土壤环境

目的要求：了解土壤矿物的组成特点和土壤分类的基本知识，学习土壤的基本性质，掌握土壤质地、有机质转化与肥力的关系和土壤性质对植物生长发育的影响，重点掌握低产土壤的低产原因及主要改良措施。

学习要点：土壤肥力，矿物质，粒级，土壤质地类型及生产特性，土壤有机质的来源和组成，腐殖质的组分和性质，土壤孔隙性、结构性及耕性，团粒结构的创造，土壤酸碱性及改良，土壤胶体与吸收性能，土壤氧化还原性，土壤分类原则，高产稳产田的培肥标准，低产土壤的低产原因及主要改良措施。

技能培训：土壤样品采集、制备，土壤吸湿水测定、土壤容重的测定、土壤酸碱性测定、土壤有机质含量测定、土壤水溶性盐总量测定。

人类从游牧狩猎生活转变为定居农耕生活，就开始认识、研究、利用和改造土壤。土壤是指陆地上能够生长植物的疏松表层，是人类赖以生存和发展的重要资源和生态条件。土壤之所以能生长植物，是因为土壤具有肥力，土壤肥力是土壤的本质特征。所谓土壤肥力是指土壤供给和协调植物生长发育所需要的水分、养分、空气、热量、扎根条件和无毒害物质的能力。其中水分、养分、空气、热量（简称水、肥、气、热）是土壤的四大肥力因素，它们之间相互作用，共同决定着土壤肥力的高低。土壤肥力分为自然肥力和人工肥力，有效肥力和潜在肥力。自然肥力是指土壤在各种自然因素作用下形成的肥力。人工肥力则是指在自然肥力的基础上，经过人类生产活动而形成的土壤肥力，农业土壤的肥力就是人工肥力。有效肥力是指在生产上能表现出来，并能产生经济效益的那部分肥力，又称经济肥力。没有在生产上表现出来的肥力叫潜在肥力。

第一节　土壤的固相组成

土壤的组成物质是土壤肥力的基础。任何一种土壤都是由固体、液体（土壤水分）、气体（土壤空气）三相物质组成的一个整体。固体部分包括矿质土粒、有机质和土壤微生物，一般占土壤总体积的50%。三相物质所占的比例如图6－1。

土壤固相是土壤的主体，它不仅是植物扎根立足的场所，而且它的组成、性质、颗粒大小及其配合比率等，又是土壤性质的产生和变化的基础，直接影响着土壤肥力高低。

土壤矿物质

土壤矿物质是指存在于地壳中具有一定物理性质、化学成分和内部构造的天然单质或化合物。它是土壤颗粒的主要组成部分，所以土壤颗粒或土粒也称矿物质土粒。土壤中的矿物质种类很多，有的直接从岩石继承下来，大多数是经过各种风化作用重新形成的。

1-1　土壤矿物质的粒级

土壤矿物质颗粒大小极部不均一，差异很大，并且形状多种多样，很难直接测出单个土粒的大小。一般将其视为球体，并且根据其直径的大小和性质上的差异，将大小、成分及性质相近的矿物质土粒划为一组，每组就是一个粒级。土壤一般分为石砾、砂粒、粉粒、黏粒四个基本粒级。当然，世界各国采用的标准是不一样的（表 6-1）。

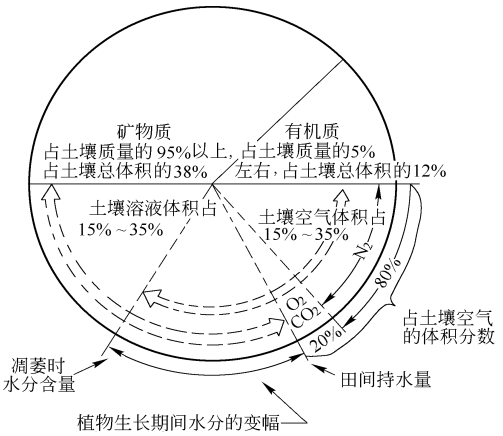


图 6-1　土壤组成（容积百分数）

不同大小的土粒，不仅化学组成差异很大，而且物理性质上也表现出明显的差异，给土壤性状带来显著影响。各粒级土粒的主要特征：

石砾：多为岩石碎片，山区土壤及河滩较为常见。数量多时对耕作及作物生长极为不利，往往不能用作耕地，只能种植果树和林木。且漏水漏肥、破坏农机具。

砂粒：常常单粒存在，主要是石英颗粒，通透性好，但保水、保肥能力差，养分含量低。

粉粒：颗粒较砂粒小，肉眼难以分辨，保水保肥能力增强，有显著的毛管作用。养分含量较砂粒高，含粉粒过多的土壤在旱田耕后易起坷垃，水田耕后容易淀浆、板结。

黏粒：颗粒细小，具有巨大的比表面和表面能，具有很强的黏性，有强大的保水保肥能力，矿物质养分丰富，但黏结性、黏着性、可塑性均强。其毛管孔隙度虽然高，但因孔隙过小，通透性不良，物理机械性较差，不易耕作。

1-2　土壤质地

任何一种土壤，都是由不同粒级的土粒，以不同的比例组合而成。土壤中各粒级的百分含量，称作土壤的机械组成，根据土壤不同机械组成所产生的特性对土壤进行类别划分，称作土壤质地。因此质地是一类土壤的名称，其名称来源依据于机械组成。

1-2-1　质地类型

世界各国对土壤质地进行分类的标准不尽相同（表 6-2、表 6-3、表 6-4）。但大多将土壤质地分为砂土、壤土、黏土三种类型。

表 6-1　各国常用几种粒级分类标准比较表

粒径/mm	中国科学院土壤所新制	前苏联卡琴斯基制			国际制	美国制
>10	石块	石块			石砾	石砾
10～3	石砾					
3～2		石砾				
2～1					粗砂粒	极粗砂粒
1～0.5	粗砂粒	物理性砂粒	粗砂粒			粗砂粒
0.5～0.25			中砂粒			中砂粒
0.25～0.2	细砂粒		细砂粒			细砂粒
0.2～0.1					细砂粒	
0.1～0.05						极细砂粒
0.05～0.02	粗粉粒		粗粉粒			粉粒
0.02～0.01					粉粒	
0.01～0.005	细粉粒	物理性黏粒	中粉粒			
0.005～0.002	泥粒		细粉粒			
0.002～0.001					黏粒	黏粒
0.001～0.0005	胶粒		黏粒	粗黏粒		
0.0005～0.0001				细黏粒		
<0.0001				胶质黏粒		

表 6-2　国际制土壤质地分类

质地分类		各级土粒质量分数/%		
类　别	质地名称	粉　粒 (<0.002 mm)	粉砂粒 (0.02～0.002 mm)	砂　粒 (2～0.02 mm)
砂土类	砂土及砂质壤土	0～15	0～15	85～100
壤土类	砂质壤土	0～15	0～45	55～85
	壤土	0～15	35～45	40～55
	粉砂质壤土	0～15	45～100	0～55
黏壤土类	砂质黏壤土	15～25	0～30	55～85
	黏壤土	15～25	20～45	30～55
	粉砂质黏壤土	15～25	45～85	0～40
黏土类	砂质黏土	25～45	0～20	55～75
	壤质黏土	25～45	0～45	10～55
	粉砂质黏土	25～45	45～75	0～30
	黏土	45～65	0～35	0～55
	重黏土	65～100	0～35	0～35

表 6-3　卡庆斯基土壤质地分类(简明方案)

质地名称		物理性黏粒/%(<0.01 mm)			物理性砂粒/%(>0.01 mm)		
		灰化土类	草原土及红黄壤类	柱状碱土及强碱化土类	灰化土类	草原土及红黄壤类	柱状碱土及强碱化土类
砂土	松砂土	0～5	0～5	0～5	100～95	100～95	100～95
	紧砂土	5～10	5～10	5～10	95～90	95～90	95～90
壤土	砂壤土	10～20	10～20	10～15	90～80	90～80	90～85
	轻壤土	20～30	20～30	15～20	80～70	80～70	85～80
	中壤土	30～40	30～45	20～30	70～60	70～55	80～70
	重壤土	40～50	45～60	30～40	60～50	55～40	70～60
黏土	轻黏土	50～65	0～75	40～50	50～35	40～25	60～50
	中黏土	65～80	75～85	50～65	35～20	25～15	50～35
	重黏土	>80	>85	>65	<20	<15	<35

表 6-4　我国土壤质地分类标准

质地组	质地名称	颗粒组成/%		
		砂粒 1～0.05 mm	粗粉粒 0.05～0.01 mm	黏粒 <0.001 mm
砂土	粗砂土	>70	—	—
	细砂土	60～70		
	面砂土	50～60		
壤土	砂粉土	>20	>40	<30
	粉土	<20	>40	
	粉壤土	>20	>30	>30
	黏壤土	<20	<40	
黏土	砂黏土	>50	—	>30
	粉黏土	—	—	30～35
	壤黏土	—	—	35～40
	黏土			>40

1-2-2　质地与土壤肥力

砂土类土壤

(1) 砂土类土壤砂粒含量高,主要矿物为石英,养分贫乏,尤其是有机质含量低。

(2) 通气透水性好,但保水、保肥能力差,土壤易干旱。

(3) 砂土热容量小,土温易升降,温差大,为热性土。

(4) 耕性好,种子易出苗,但后期易出现脱肥现象。

黏土类土壤

(1) 黏粒含量高,孔隙小,通透性不良,但保水保肥能力强。

(2) 养分丰富,特别是钾、钙、镁等阳离子含量多,有机质含量高。

(3) 黏土热容量大,土温不易升降,土温平稳,为冷性土。

⑷ 耕性差，种子不易出苗，可能产生缺苗断垄现象，但生长后期，作物生长旺盛，控制不好甚至贪青晚熟。

壤土类土壤

壤土类土壤由于砂粒、粉粒、黏粒含量比例较适宜，因此兼有砂土类与黏土类土壤的优点，群众称之为“二合土”，是农业上较为理想的质地类型。

1-2-3　土壤质地的层次性

由于成土母质本身的层次性和成土过程中物质的淋溶和淀积以及人为耕作管理活动的影响，使得同一土壤上下层之间的土壤质地出现差异，即土壤质地在土壤剖面呈现有规律的变化，称作土壤质地的层次性（图 6-2）。质地层次性一般包括砂盖黏型（蒙金土）、黏盖砂型、中间夹砂（黏）型等几种类型。其中以耕层为砂壤-轻壤，下层为中壤-重壤的土壤质地剖面层次质地较好（俗称蒙金土），这样的层次排列具有托水托肥的特点，土壤通气透水，水、肥、气、热及扎根条件的调节能力强，耕性好，能为作物丰产奠定良好的基础。所以评定质地时，不仅要强调表层质地，还应注意下面各层次质地状况，包括有无障碍层次及出现的深度和厚度。

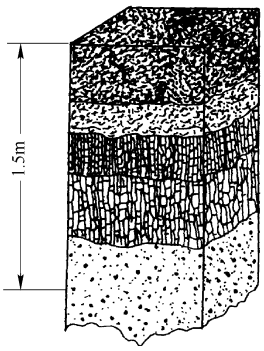


图 6-2　农业土壤质地层次

1-2-4　土壤质地的改良

我国现有耕地中，因耕层过砂过黏或夹砂夹黏及通体砂、黏的中低产的土壤面积很大，需要进行改良，才能满足植物生长的需要。这些改良途径和措施要因地制宜、就地取材、循序渐进地进行。

掺砂、掺黏客土调剂　如果在砂土附近有黏土、河泥，可采用搬黏掺砂的办法，黏土附近有砂土、河砂可采取搬砂压淤的办法，逐年客土改良使之达到壤土范围。

翻淤压砂或翻砂压淤　采用表土大揭盖、底土大翻身的办法，将下层的砂土或黏土翻到表层来，上下砂黏土层掺和，调剂土质。

引洪漫淤、漫砂　洪水中所携带的淤泥是来自地表的肥沃土壤，养分丰实。将洪水有控制地引入农田，使淤泥沉积于砂土表层，即可增厚土层，改良质地，又能肥沃土壤，俗称“一年洪水三年肥”。引洪漫砂也有改良黏质土的效果。

增施有机肥　因有机肥中含有大量有机质，即可以克服砂土过砂，黏土过黏的缺点，又能改善土壤结构，提高土壤肥力。实践证明效果显著。

种树种草，培肥改土　在过砂、过黏等不良质地土壤上，种植耐瘠薄的草木植物能达到改良土壤理状、培肥土壤的目的，特别是豆科绿肥作物，效果更为显著。

2 土壤有机质

土壤有机质是土壤中最活跃的成分，尽管在土壤中含量不多，一般耕作土壤耕层中为 50～300 g/kg，但对土壤水、肥、气、热影响很大，在一定程度上决定着土壤肥力的高低。因此，经常将有机质含量作为土壤肥力高低的标志之一。

2-1　土壤有机质的来源,组成和存在状态

土壤有机质的主要来源是植物残体和根系,以及施入的各种有机肥料。土壤中的微生物和动物也为土壤提供一定量的有机质。

土壤有机质中的化合物可分为普通化合物和特殊化合物两大类,普通化合物是指有机酸、单糖、多糖(包括淀粉、半纤维素、纤维素、果酸)、木质素、树脂、脂肪、蜡质、单宁和蛋白质等,这类有机物质均占有机质总量的10%～20%。特殊化合物是指土壤中特有的腐殖物质(亦称腐殖质),包括胡敏素、胡敏酸、富里酸等,占有机质总量的80%以上。

土壤中的有机物质有三种存在状态:① 新鲜的有机物质:指刚进入土壤,仍保持原来生物体解剖学特征的那些动植物残体,基本上未受到微生物的分解;② 半腐解的有机物质:指多少受到微生物分解的动植物残体,已失去解剖学上的特征,多为暗褐色的碎屑或小块;③ 腐殖质:是经微生物分解,并再合成的有机物质,一般把部分半腐解的有机物质和全部的腐殖质称为土壤有机质。

土壤有机质与土壤矿物质颗粒紧密结合在一起,形成有机-无机复合体,这是肥沃土壤最重要的物质基础。

2-2　土壤有机质的转化过程及影响因素

土壤有机质在微生物作用下,进行着矿质化和腐殖化两个过程,这两个过程之间没有截然的界限,它们互相联系,又随条件的改变而相互转化(如图6-3所示)。

矿质化过程　土壤有机质的矿质化过程,就是有机物质在微生物作用下,分解成简单的无机化合物(如CO_2、H_2O和NH_3等)的过程。

矿质化过程为土壤释放出了养分,是土壤的一个供肥过程。不含氮有机化合物矿质化的最终产物为CO_2、H_2O和各种无机盐,并释放出能量;含氮有机化合物经矿质化过程转变为NH_4^+-N和NO_3^--N;含磷、硫有机化合物经矿质化过程转变为植物所能吸收的形态$H_2PO_4^-$、HPO_4^{2-}和SO_4^{2-}。当然,在通气不良的情况下,SO_4^{2-}会发生反硫化作用,转变成H_2S,使硫素散失,并对植物产生毒害作用。

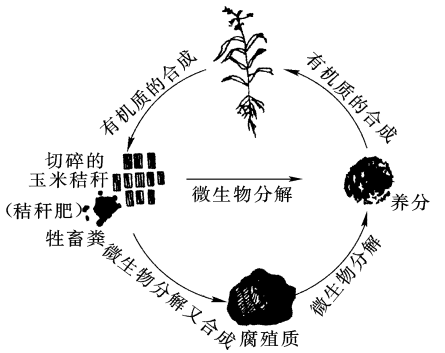


图6-3　土壤有机质分解和合成示意图

通常用有机质的年矿化率表示其矿化的强弱。所谓的有机质矿化率,是指每年因矿化作用消耗掉的有机质数量占土壤有机质总量的百分数。

腐殖质化过程　土壤有机质的腐殖质化过程,指的是有机物矿质化过程一些中间产物(主要是芳香族和含氮有机化合物),在微生物作用下重新合成的一种新的更为复杂的有机化合物——腐殖质的过程。

腐殖质化过程为土壤保存了养分,是土壤的一个保肥过程。腐殖质化过程极其复杂,一般包括两个阶段:第一阶段是产生构成腐殖质基本组成的"原料",这些"原料"主要是芳香族的化合物

和含氮有机化合物。第二阶段是合成阶段,芳香族的化合物与含氮有机化合物缩合为腐殖质分子。上述反应主要是微生物的酶促反应,但也可由纯化学作用引起。

土壤腐殖质的形成速度的强弱,常用腐殖化系数表示。所谓腐殖化系数,指的是每克干物质加入土壤后产生的腐殖质的克数。大多数有机物的腐殖化系数在0.2～0.5范围内,腐殖化系数和矿化率一样,在有机肥计量施用上常作计算的依据和基础。

2-3　土壤腐殖质的组分、性质

2-3-1　腐殖质的组分

土壤腐殖质成分极其复杂,提取和分离非常困难,目前还不完全知道其确切真实的组成成分,一般采用不同溶剂来处理土壤,就可得到三种不同的腐殖质。

胡敏素是稀碱溶解提不出来的那部分腐殖物质,与黏粒矿物结合得十分紧密,难以把它与黏粒矿物分离开。胡敏酸和富里酸统称为腐殖酸,占腐殖质质量的60%左右,所以常用腐殖酸代替腐殖质这一概念。

$$\text{土壤}\xrightarrow{\text{加稀碱}(NaOH)}\begin{cases}\text{不溶解的腐殖质}\quad\text{胡敏素}\\ \text{溶解的暗褐色溶液}\xrightarrow{\text{加酸}(HCl)}\begin{cases}\text{沉淀物质}\quad\text{胡敏酸(褐腐酸)}\\ \text{黄色溶液}\quad\text{富里酸(黄腐酸)}\end{cases}\end{cases}$$

2-3-2　腐殖质的性质

腐殖质的基本特性可以概括为以下几点:① 腐殖质不是一种纯化合物,是代表一类有着特殊化学和生物性的构造复杂的高分子有机化合物。② 腐殖质的主要化学成分是C、H、O、N、P、S和Ca等。腐殖质中含C量为56%～60%,平均58%;含N量约为3%～6%,平均为5.6%。其C、N比例大致为10∶1～12∶1,灰分占0.6%。③ 腐殖质是一种黑色或棕色的有机胶体,分子巨大,以芳香族核为主体,附以各种官能团,其中主要的官能团是羟基(—OH)、羧基(—COOH)、甲氧基(—OCH_3),并有环状的含氧化合物等。④ 腐殖质带有电荷,是两性胶体,通常情况下,它所带的电荷是负的。⑤ 腐殖质的凝聚作用,可促进团粒结构的形成,形成水稳性的团粒结构。

2-4　土壤有机质对土壤肥力的作用

土壤有机质对土壤肥力和植物营养有着重要的作用,具体表现在以下几个方面:

提供植物需要的养分　土壤有机质中含有大量的植物必需营养元素,在矿质化过程中,这些营养元素释放出来供给植物吸收利用。土壤全氮量与有机质呈显著正相关关系。另外,有机质分解产生的各种有机酸,能分解岩石、矿物,促进矿物中养分的释放,改善植物的营养条件。

改善土壤理化性质　有机质在改良土壤物理性质方面具有多方面的意义。首先是促进团粒结构的形成,因为腐殖质是良好的胶结剂。其次是改善土壤的耕性,并能提高土温,改善土壤的热状况,同时,腐殖质是一种有机胶体,有巨大的吸收代换能力和缓冲性能,对调节土壤的保肥性能及改善土壤酸碱性方面有着重要作用。

提高土壤保水保肥能力　腐殖质是有机胶体,又是亲水胶体,有较大的表面积,并带有大量的负电荷,所以能吸收大量的水分和养分,腐殖质的吸水率为500%～600%,阳离子吸收量

为300～400 mmol/kg,是黏土的10倍左右,因此,有机质多的土壤蓄水力大,耐旱性强,有后劲。

另外,腐殖质与某些重金属离子能形成溶于水的络合物,并随水排出,从而减轻有毒物质对土壤的污染以及对作物的危害。在一定浓度下,腐殖质能促进微生物和植物的生长,腐殖酸盐的稀溶液能改变植物体内的糖类代谢,促进还原糖的积累,提高细胞渗透压,从而增强作物的抗旱能力。腐殖酸钠是某些抗旱剂的主要成分。有实验表明,用富里酸钠喷施西瓜,能显著提高西瓜的甜度。胡敏酸的稀溶液能促进过氧化酶的活性,加速种子发芽和养分吸收。

显然,增加有机肥的施用量,提高土壤有机质含量是提高土壤肥力的重要途径,此外,种植绿肥以及秸秆还田也是培肥土壤、提高产量的有效措施。

3 土壤微生物

土壤中的生物是土壤肥力的核心,它间接地或直接地参与土壤中几乎所有的物理的、化学的、生物学的反应,对土壤肥力起着非常重要的作用。

土壤中的微生物种类繁多,主要有细菌、放线菌、真菌、藻类和原生动物等五大类群。其中细菌、放线菌、真菌的个体虽小,但它繁殖快,数量大,通常每克土中有几十亿个,是土壤微生物的主要部分。

3-1 细菌

土壤中的细菌占土壤微生物总数量的70%～90%,它们是已知生物中结构最简单、个体最小的类群之一,属原核单细胞生物,细菌个体虽小,但种类多、繁殖快、数量大。细菌个体的基本外形为球形,杆状和分枝状(图6-4)。土壤中的大部分细菌都是腐生细菌,即依赖分解有机物质获得营养和能量,如氨化细菌、纤维分解细菌、反硝化细菌、磷细菌和钾细菌等。有些细菌依靠氧化无机化合物取得能量,这些细菌称为化能自养细菌,如硫细菌、硝化细菌、铁细菌。有些细菌能与植物共生称为共生细菌,如共生固氮菌、内生菌根真菌、外生菌根真菌。有些细菌如蓝细菌,会有色素,能吸收光能,称为光能自养细菌。

图6-4 螺旋菌

3-2 放线菌

土壤中的放线菌的量仅次于细菌,尤其是在碱性,较干旱和有机质丰富的土壤中特别多,一些相当稳定的化合物,如纤维素、几丁质、磷脂类均可被它们降解为简单的物质。放线菌以无横隔分枝的丝状营养体蔓延于有机物碎片或土粒表面,扩展于土壤孔隙中。放线菌的一个丝状营养体的体积比一个细菌大几十倍至几百倍,因此,数量虽然少,但土壤中的生物量与细菌几乎相近。在施用农家肥料的新耕翻的土地上,时常能散发出特有的土香气,这种土香味就是由于放线菌的存在而散发出来的。

3-3　真菌

真菌广泛分布于土壤表层，是分解有机质的主要微生物类群。真菌具有分枝的菌丝，菌丝相互交织形成菌丝体（图 6-5）。土壤中真菌大多是好气性的，所以在土壤表层发育良好，它们一般耐酸性，在 pH 5.0 或更低的土壤中，细菌和放线菌的发育受到限制而真菌仍能生长。真菌对一些较稳定的主要植物成分如纤维素、半纤维素、果胶、淀粉、脂肪以及木质素有着较强的降解能力，特别是在酸性土壤中，真菌的作用更为重要。此外，真菌参与了腐殖质的形成和土壤团聚体的形成。

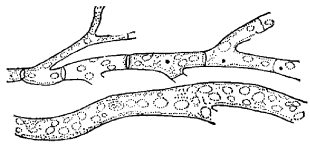


图 6-5　真菌

3-4　藻类

土壤中藻类大多属蓝绿藻、硅藻、绿藻。藻类的个体有单细胞，也有呈丝状的多细胞，由于它们聚在一起可以形成很大群体，以致肉眼也容易看见。藻类含有叶绿素，能利用光能将 CO_2 合成有机质。不少蓝藻能够固定空气中的游离氮素，在积水的水面和水稻田中常用大量的藻类发育，为土壤积累有机物质。

3-5　原生动物

土壤中的原生动物可分为三类：鞭毛虫类、根足虫类和纤毛虫类（图 6-6）。它们都是单细胞并能运动的微生物，形体大小差异很大，原生动物以有机物质为食料，它们也吞食有机物的残片和捕食细菌，单细胞藻类和真菌孢子，它们对土壤有机质的分解、养分转化是有利的。此外，土壤中还存在着一定数量的动物类群，如蚯蚓、线虫、昆虫、蚂蚁和蜗牛等，这些动物以植物，其他动物的排泄物和无生命的物质作为食料，在土壤中打洞挖巢，搬运大量的土壤物质，从而改善土壤的通气，排水和土壤结构形状。同时，还将作物残渣和枯枝落叶浸软、嚼碎，并以一种较易为土壤微生物利用的形态排除体外。当然，有一些能咬食植物根部的地下害虫，如金龟子、蛴螬、地老虎及蝼蛄等，则是人们需要控制，消灭的对象。

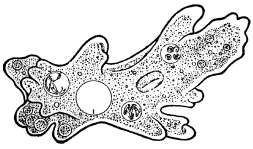


图 6-6　变形虫

复习思考题

1　简要说明土壤矿物的种类及其性质。
2　土壤质地与土壤肥力有什么关系？
3　说明土壤质地层次性产生的原因及类型。
4　什么是土壤有机质？土壤有机质是如何转化的？
5　土壤有机质对土壤肥力和植物营养有何重要作用？

植物探矿

赞比亚的卡伦瓜，有一个世界著名的铜矿，这个铜矿的发现，一种叫做铜花的植物立了大功。我国北部生长着一种叫海州香薷的草本植物，是一种备受地质工作者青睐的植物，凡是有这种植物的地方就往往埋藏着铜矿，我国已正式把海州香薷列入铜矿指标植物。

捷克斯洛伐克化学家巴比契卡等人把玉米烧成灰，研究其化学成分时，竟然发现里面有黄金。他们又对当地其他几种植物如向日葵、冷杉和山毛榉进行灰分分析，也发现了黄金，结果找到了一个金矿。我国地质工作者在野薤子的指引下，在湖南西部的会同县也找到了一个金矿。

北美洲有个叫“有去无回”的山谷，人和野兽进去后很少有活着回来的。地质工作者经过研究发现，原来是因为这里的土壤中含有大量的硒所造成的。他们在当地大量种植紫云英，收割后晒干，烧成灰烬，再从灰中提取硒。

很多植物可做探矿的向导，长势很高的青蒿，在某种土壤里变矮了，说明土壤里可能含有硼。茂盛生长的三色堇的地下可能有锌，生长针茅的地方可能有镍矿，忍冬的下面可能有银矿，生长喇叭菜的地方可能有铀矿，生长石南草的地方可能有钨和锡，碱蓬则可能是有石油的标志。

第二节　土壤的基本理化性质

土壤中大小不同的各种矿物质及有机物质颗粒并不是单独存在的，一般通过多种途径相互结合，形成各种各样的团聚体。土壤颗粒之间不同的结合方式，决定了土壤孔隙的大小、数量及相互间的比例，决定了土壤固、液、气三相的比例。不仅影响到土壤中许多物理、化学及生物学过程，对土壤的水、肥、气、热各种肥力因素影响很大，而且直接决定土壤的耕作性能。此外，黏粒和腐殖质及其二者的结合物都为土壤胶体，这些胶体的带电性和所具有的表面能，具有很强的吸附物质能力，从而影响土壤的保肥供肥能力以及其他许多性质。植物生长土壤的环境是否适宜，不仅决定于土壤的基本组成，与土壤的基本性质更密切相关。

1　土壤孔性

所谓土壤孔隙是指土壤中土粒或土团之间的空隙。土壤孔隙是土壤水分，空气的通道，也是植物根系及微生物活动空间，它决定着土壤中气、液两相的存在状态、数量和比例。土壤孔性是指孔隙的体积大小，大孔隙与小孔隙的比例，总孔隙体积等所反映的土壤性质。它是一项重要的土壤物理性质，对土壤肥力和植物生长的影响很大。

1-1　土壤孔隙的数量

土壤孔隙的数量一般用孔隙度来表示。所谓土壤孔隙度是指土壤孔隙的体积占土壤总体积的百分数。是土壤中各种大小孔隙总和的指标。由于土壤孔隙复杂多样，要直接测量极其困难，一般用土壤密度和容重两个参数间接计算出来。其计算公式是：

$$\text{土壤孔隙度}(\%) = (1-\text{容重}/\text{密度}) \times 100\%$$

因此要想计算出土壤孔隙的数量，首先必须了解容重和密度的概念。

1-1-1　土壤密度

单位容积的固体土粒（不包括粒间孔隙）的质量，叫做土粒密度或土壤密度，单位是g/cm^3。土粒密度与水的密度之比，称为土粒相对密度，农业生产中常称为土壤相对密度。由于水的密度在4 ℃时为1 g/cm^3，所以土壤密度和土壤相对密度数值相等。土壤的固体土粒包括各种矿物质和有机质，所以土壤的相对密度主要决定于土壤矿物质的成分和腐殖质的含量，多数土壤矿物质的相对密度在2.6～2.7左右（表6-5），所以土壤相对密度常以2.65来表示。

表6-5　土壤矿物与腐殖质的相对密度

名　称	相对密度	名　称	相对密度
石英	2.65	角闪石	2.9～3.5
正长石	2.56	方解石	2.5～2.8
斜长石	2.60～2.76	褐铁矿	3.6～4.0
白云母	2.75～3.00	高岭土	2.60
黑云母	2.79～3.16	腐殖质	1.4～1.8

1-1-2　土壤容重

土壤容重是指自然状态（包括孔隙）单位体积干燥土壤的质量，又叫土壤假密度，单位是g/cm^3或t/m^3。土壤的质量是指土壤在105～110 ℃条件下的烘干质量，土壤容重与土壤密度的区别如图6-7所示。

野外1 cm^3土壤表示如下：

固体和孔隙

计算土壤容重：

体积=1 cm^3，质量=1.33 g

$$\text{容重}=\frac{\text{土壤质量}}{\text{土壤体积}}$$

故

$$\text{容重}=\frac{1.33}{1}\ g/cm^3=1.33\ g/cm^3$$

如把全部固体压至底部，

立方体将如此图：

1/2孔隙

1/2固体

计算土壤密度：

固体土粒体积=0.5 cm^3，质量=1.33 g

$$\text{土壤密度}=\frac{\text{固体质量}}{\text{固体体积}}$$

故

$$\text{土壤密度}=\frac{1.33}{0.5}\ g/cm^3=2.66\ g/cm^3$$

图6-7　土壤容重与密度的关系

土壤容重的大小除受土壤颗粒排列、土壤质地、有机质含量、土壤结构、土壤松紧状况的影响外，还经常受耕作、施肥、灌溉等因素的影响。故土壤的容重不是一个固定不变的值。尤其是表层土壤的变动较大，而底土的容重比较稳定。我国北方常见的旱地土壤的各土层容重／(g/cm³)大体如下：

一般的土壤耕层　1.00～1.40

一般土壤的底层和紧实耕层　1.40～1.55

最紧密的底土层　1.55～1.80

1-1-3　土壤容重的应用

判断土壤的松紧程度　一般说来，有机质含量高的，结构好的，疏松的土壤，其容重比较低；而紧实板结和砂质的土壤，其容重较高。表层土壤由于频繁的耕作，比较疏松，容重比底层土壤要小。

计算土壤孔隙度　根据土壤容重和密度计算土壤孔隙的总量。计算出一定面积与厚度土体的土壤质量，从而计算出其中水分、养分、有机质、盐分的数量，作为灌水量、施肥量和土壤改良的指标和依据。

计算土壤质量　设测得土壤容重为1.15 t/m³，耕层厚度为20 cm，一公顷土地为1000 m²，则土壤总质量为：

$$(1000\times 0.2\times 1.15)\ t=2300\ t$$

如果该土壤含水量为50 g·kg^{-1}，要求灌水后达到250 g·kg^{-1}的土壤含水量，则每公顷的灌水量或灌水定额为：

$$[2300\times (250-50)\div 1000]\ t=460\ t$$

若土壤耕层的全氮含量为1 g·kg^{-1}，则耕层土壤全氮素总量为：

$$(2300\times 1\div 1000)\ t=2300\ kg$$

1-2　孔隙的类型

1-2-1　当量孔径与土壤水吸力

土壤孔隙的形状极其不规则，很难直接测量出它们的真实孔径。但由于土壤孔隙所持有水的性质一般与孔隙孔径的大小有密切的关系，所以一般用当量孔径代替土壤真实孔径。所谓当量孔径是相当于一定土壤水吸力的孔径。当量孔径与土壤水吸力之间存在如下关系：

$$d=\frac{0.3}{T}$$

式中的d为当量孔径(mm)，T是土壤水吸力，单位是kPa，1 kPa相当于102 mm水柱高产生的压力。土壤水吸力一般用张力计等仪器直接测量。从公式可以看出，当量孔径与土壤水吸力成反比，孔隙越小，水吸力越大，每一当量孔径与一定的土壤水吸力相对应。例如：当土壤水吸力为1 kPa时，当量孔径为0.3 mm，也就是说，此时的土壤水分都保持在孔径小于0.3 mm的孔隙中，而大于0.3 mm的孔隙没有水。

1-2-2　土壤孔隙的类型

土壤总孔隙度只能说明土壤中固相物质容积与孔隙容积（水和气的容积之和）的数量之比，而不能反映土壤孔隙“质”的差别。因为孔隙的粗细对土壤水分和空气的传导，植物根系的穿扎以及养分的吸收等方面的作用是不同的，所以孔隙的粗细（大小）比例比总孔隙度显得更为重要。根据孔隙中的土壤水吸力大小及有效性将土壤孔隙划分为以下三种类型。

非活性孔隙　非活性孔隙又叫无效孔隙，束缚水孔隙或微孔隙，是土壤中最细的孔隙。其当量孔径小于0.002 mm，根毛和微生物不能进入此孔隙，保持在这种孔隙中的水分被土粒强烈吸附，植物很难吸收利用，土壤中土粒愈细，无效孔隙愈多，这种孔隙的总体积很小，一般可以忽略。

毛管孔隙　这种孔隙的当量孔径为0.2～0.002 mm，具有毛细管作用，水分借毛管弯月面力保持在内，并靠毛管力向方向移动。这种孔隙中的水分是保证植物生长的有效水分，但透气能力较低，植物细根，原生动物和真菌不能进入毛管孔隙中，但根毛和细菌可在其中生活，一般称这种孔隙为小孔隙。

通气孔隙　如果土壤孔隙的当量孔径大于0.2 mm，就不具有毛细管作用，水分在重力的作用下迅速排出土体，后下渗补充地下水，成为水分和空气的通道，并经常为空气所占据，故称为通气孔隙或大孔隙。大孔隙的多少直接影响着土壤透气和渗水能力，即决定土壤的通透性能。它是原生动物、真菌和根毛的栖身地。从农业生产需要来看，旱作土壤耕层通气孔隙应保持在10%以上，大小孔隙之比为1∶2～1∶4较为合适。

1-2-3　各种孔隙度计算

按照土壤中各级孔隙占的容积可计算各级孔隙占总孔隙的百分比。

$$\text{土壤总孔隙度}=\text{非活性孔度}+\text{毛管孔度}+\text{通气孔度}$$

$$=\left(1-\frac{\text{土壤容重}}{\text{土壤密度}}\right)\times 100\%$$

$$\text{孔隙比}=\frac{\text{土壤总孔隙度}}{1-\text{土壤总孔隙度}}$$

$$\text{非活性孔隙度}=\frac{\text{非活性孔隙容积}}{\text{土壤容积}}\times 100\%$$

$$=\text{凋萎含水量}\times\text{容重}\times(\text{萎蔫系数})$$

$$\text{毛管孔隙度（包括非活性孔隙）}=\text{田间持水量}\times\text{容重}$$

$$\text{毛管孔隙度（不包括非活性孔隙）}=(\text{田间持水量}-\text{萎蔫系数})\times\text{容重}$$

$$\text{通气孔隙度}=\text{总孔隙度}-\text{毛管孔隙度（包括非活性孔隙）}$$

1-3　影响土壤孔隙状况的因素

由于自然和人为因素的作用，土壤孔隙状况经常变化，影响其变化的因素主要有土壤质地、土壤结构、有机质含量和农业耕作措施等。

1-3-1　土壤质地

土壤质地愈黏重，总孔隙度愈高，毛管孔隙和非活性孔隙愈多，但通气孔隙愈少。反之土壤质地愈砂，总孔隙度愈低，毛管孔隙和非活性孔隙愈少，但通气孔隙愈多。通常黏土孔隙度为45%～60%，以毛管孔隙和非活性孔隙为主；砂土为33%～45%，通气孔隙较多，孔径较为均匀；

壤土孔隙度为 45%～52%，孔径分配较为恰当，水分协调，适于作物生长。

1-3-2 土壤有机质

有机质多的土壤，土壤总孔隙度较高，通气孔隙也较多，故有机质多的土壤疏松多孔，蓄水保墒，通气透水性良好。

1-3-3 土壤结构

具有团粒结构的土壤，大小孔隙较协调，即通气透水，又保温保水，而块状、棱柱状、板片状结构的土壤，土壤紧密、容重大、水气不协调，难以满足作物生长需要。

1-3-4 耕作措施

精耕细作是我国传统的农业耕作技术，其作用在于打破原有的土壤结构，使土壤颗粒重新排列，增加大孔隙，调节各级孔隙间的比例，使之变得更有利于植物根系的生长和发育。目前大力提倡的土壤深耕技术，其目的就是要打破犁底层，增加通气孔隙，改善土壤的通透性。现代农业的机械耕作，土壤被压实，增加了非活性孔隙，减少了土壤的通气孔隙，使土壤肥力下降。

1-4 土壤孔隙状况与植物生长的关系

一般说来，适合植物生长的土壤孔隙状况为在 30 cm 左右深的耕层中，上部土壤（0～15 cm）的总孔隙度为 50%～60%，通气孔隙度达 15%～20%；下部土壤（15～30 cm）的总孔隙度为 50%，通气孔隙度为 10%左右，即“上松下紧”的土体孔隙构型，上部有利于通气、透水和种子的发芽、出土；下部则有利于保水和根系深扎，增强微生物活性和养分转化，以扩大作物营养范围。再者，在多雨潮湿季节，土体下部有适量大孔隙可增强排水性能。

不同作物对土壤松紧的适应性是不同的。如小麦为须根系，根系穿透能力较强，而黄瓜穿透力较弱。薯类在紧实的土壤中，块根、块茎不易膨大，严重影响产量。大多数果树根系要求较疏松的土壤，而李树对紧实的土壤有较强的忍耐力。

土壤过松，过紧都不利于作物生长，所以生产上应根据不同季节，作物生长不同时期，土壤不同墒情以及土壤养分状况采取相应措施来调节土壤孔隙度，使之控制在最佳状态，促进作物早生快长，获得高产。

2 土壤结构性

结构体类型（大小、形状）、数量、品质（稳固性、孔性）及排列情况等的综合特性为土壤结构性，它是土壤的一种重要物理性质。是土壤重要的肥力特征。

2-1 土壤结构的类型

根据结构的形状、大小及其与肥力的关系，将土壤结构分为以下五种类型。

2-1-1 块状结构

土粒胶结成块，长、宽、高三轴大体近似，面棱不明显，大的直径大于 10 cm，小的为 5～10 cm，人们称为“坷垃”，直径在 5 cm 以下为碎块状结构（图 6-7）。块状结构在土壤质地比较黏重而且缺乏有机质的土壤表层容易形成，特别是在土壤过湿或过干耕作时最易形成。块状结构的土壤常形成较大的空洞，加速了土壤水分丢失，幼苗不能顺利出土，农民常说：“麦子不怕草，就怕

坷垃咬”。

2-1-2　核状结构

结构体长、宽、高三轴大体相近，边面棱角明显，较块状结构小，大的直径1～2 cm或稍大，小的直径0.5～1.0 cm，人们称之为“蒜瓣土”。核状结构往往多以石灰和铁质作为胶结剂，在结构面上往往有胶膜存在，常具有水稳性，在黏土而缺乏有机质的底土层中较多，其性能较块状好（图6-8）。

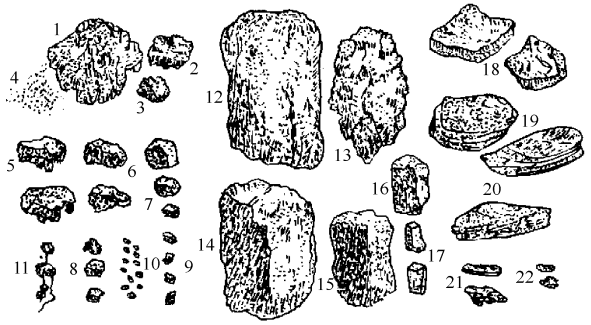


图6-8　常见的几种土壤结构体

1～11—块状结构；12～17—棱柱状结构；18～22—片状结构

2-1-3　柱状结构和棱柱状结构

结构体垂直轴特别发达，呈立柱状，棱角明显，称为棱柱状结构。棱角不明显称柱状结构。柱状结构常出现在半干旱地带含粉沙较多的底土中，人们称之为“立土”；棱柱状结构常出现在黏重底土层中，干湿交替频繁有利于其形成。这种结构可使底土开裂、引起漏水漏肥，常采取逐步加深耕层，结合施大量有机肥进行改良（图6-8）。

2-1-4　片状结构

结构体的水平轴特别发达，呈薄片状或鳞片状。常出现在犁底层，由于长期耕作受压，使土粒黏结成坚实紧密的薄土片，成层排列，人们称之为“卧土”（图6-8）。旱地犁底层过厚，对作物生长不利，影响扎根和上下层水、气、热的交换以及对下层养分利用，而水稻土有一个具有一定透水率的犁底层很有必要。它可起到减少水分渗漏和托水托肥的作用，水旱轮作和深耕是改造和加深犁底层的良好方法。

旱地表层常出现土壤结皮。砂壤土和轻壤土结皮较薄（1～2 mm），一旦表层失水，干裂成碎土片，且边缘向上翘起。中壤以上的土壤，结皮较厚，一般3～5 mm，也有厚到几个厘米的；干后裂成大口，耕翻后形成大土块，坚实不易破碎，常压坏幼苗，撕断根系，消除结皮的办法是适时中耕。

2-1-5　团粒结构

结构体近似于圆球状，其粒径为0.25～10 mm，具有水稳性，是农业上最为理想的结构，在腐殖质含量较高，或植被生长旺盛的表土层中，在根系附近可见到明显的团粒结构，人们称之为“蚂蚁蛋”、“土珠子”、“米糁子”，直径小于0.25 mm团粒称为微团粒，或微团聚体（图6-9）。

在团粒内部是毛管孔隙,团粒之间是非毛管孔隙,两种孔隙配合适当,而且总孔隙也较高,具有良好的孔隙性,从而使土壤具有较大的蓄水抗旱能力,也使养分与空气,供肥与保肥的矛盾得以协调,土壤中水、气协调就导致了土壤温度的稳定与适中,所以团粒结构是土壤水、肥、气、热诸肥力因素的调节器。

直径小于 0 25 mm 的微团粒是形成团粒结构的基础,特别是在水田土壤中,往往看作是肥力高低的重要指标。

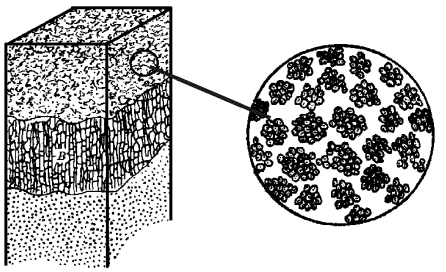


图 6-9　土壤团粒结构示意图

2-2　团粒结构形成条件

土壤结构的形成大体可分为两个阶段,第一阶段是原生土粒凝聚胶结,形成复粒或致密的土团;第二阶段则由初级的复粒进一步黏结,或由土体在机械力作用下,破裂成型,形成各种大小和形状不同的结构体。

2-2-1　胶结物质

由土粒变成团粒结构要有胶结物质的作用。土壤中的胶结物质主要有以下几种物质。

有机胶体　主要包括腐殖质、多糖类物质及微生物产生的黏液等,而腐殖质是形成水稳性团粒结构最重要的胶结剂。新形成的腐殖质胶结作用强,所以为了不断促进水稳性团粒结构的形成与发展,必须不断的补充有机物质。

土壤中的细菌能产生一些多糖,多糖是一种线性的挠曲的高分子聚合体,其链条上有大量的—OH 与黏粒以氢键连结,对团粒的水稳性作用较为显著。

无机胶体　包括黏粒、铁铝的氢氧化物、硅酸等。黏粒是土壤中另一类重要的胶结物质,它能与有机质结合成有机-无机复合体,是形成土壤团粒的基础。另外,黏粒和铁铝氧化物,硅酸在一定的水分条件下,也可形成团粒,但所形成的团粒不具水稳性,遇水易散。

钙和其他阳离子的作用　钙及其他高价金属离子对土壤带负电荷的腐殖质及黏粒有凝聚作用。凝聚成的化合物是不溶性的,因而形成的结构稳定性较强。

2-2-2　外力作用

土壤团粒结构的形成,除了胶结物质,还要有外力推动才能成为一定的结构体。

胶体的凝聚作用　由于土壤胶体通常以带负电荷为主,当土壤中存在着钙镁等阳离子时,这些阳离子就会被胶体上所带的负电荷所吸引,降低其电位,从而发生胶体的凝聚作用,形成凝胶状的有机-无机胶合体。使土壤胶结为团粒。

阳离子的凝聚作用,钙离子最为理想,铁、铝等高价离子因凝聚性过强,过多时往往造成板结,形成不良结构。

干湿交替与冻融交替　土壤具有干缩湿涨的性能,当土壤干湿交替进行时,土块中各处因吸水与脱水速度不均,因而受力不均,产生裂缝,而散碎成为小块结构体,为由不良结构转为团粒结构提供了条件。干湿交替效果的好坏,主要取决于质地、有机质含量、阳离子组成等,如质地较轻,有机质较多,阳离子以钙镁为主时,效果较好。其次取决于含水量及湿润速度,即土壤含水量愈低,吸水速度愈大,大土块即可散成适当的小土块。生产实践中的“熏土晒垄”“灌水泡田”都是

应用这个道理。

土壤在结冻时孔隙内部因水分结冰而体积增大，对周围产生压力而使土块破碎，待冰融化后，土壤分成小块而变得酥软。冻融交替的效果主要取决于土壤含水量的多少，在土壤含水量较低的情况下效果较差，农民对过黏的土壤采取冬耕冻垡，往往能收到较好的效果。由于冻融或干湿交替所形成的团粒，往往是不稳定的，只有在有机质含量较高时才具有水稳性。

生物作用　生物对土壤团粒结构的形成起良好的作用，植物根系是其中很重要的因素，根系在生长过程中对土壤产生的分割和挤压作用使根系间土壤分割成无数小土团，其次根分泌物对土壤有凝聚或胶结作用，而增强其水稳性。特别是禾本科作物根系发达，不仅穿插分割土块力量强，而且遗留在土壤中的有机质也较多，更有良好作用。此外，生活在土壤中的小动物对团粒的形成也有一定的作用，如蚯蚓吞食土壤及有机物，并经分解、转化和排泄，形成大量良好的水稳性团粒结构。

2-3　团粒结构与土壤肥力的关系

良好的团粒结构体一般应具备以下三个方面的性质：① 具有一定的大小。旱地一般以直径为0.25～10 mm为宜，以1～3 mm大小为最佳，过大或过小都对形成适当的孔隙比例不利。水田因经常淹水，不易形成大的团粒机构，小于0.25 mm的微团粒数量较多而且较稳定，它对水田的透水、通气、保肥及使表层土壤松软都具有良好的作用。② 具有多级孔隙。大孔隙可通气透水，小孔隙保水保肥。③ 具有一定的稳定性，即水稳性、机械稳定性和生物学稳定性。良好的团粒结构是土壤肥力的基础，团粒结构与土壤肥力的关系主要表现在以下几个方面：

2-3-1　调节土壤水分与空气的矛盾

团粒结构体数量多的土壤，不仅孔隙度高，而且大小孔隙比例合理，既可以迅速大量地接纳降水和灌溉水，又能将多余的水通过通气孔隙进入土体，这样使土壤中既有充足的空气，又有足够的水分，解决了土壤中水、气之间的矛盾。具有团粒结构的土壤，可减少土壤水分蒸发损失，这是因为表层土壤的团粒干时收缩，与下面土层的土壤团粒断开了联系，成为一层隔断层或保护层，使下层土壤的水分不能借毛细管作用上升至表层而蒸发掉。

2-3-2　协调土壤养分的消耗和积累的矛盾

有团粒结构的土壤，团粒之间的大孔隙充满了空气，好气微生物活动旺盛，有机物质分解快，养分转化迅速，可提供作物吸收利用。团粒内部水多气少，有利于嫌气微生物活动，有机物质分解缓慢，养分得以保存，避免了养分的流失，起到了一个“小肥料库”的作用。

2-3-3　稳定土温，调节土壤热状况

有团粒结构的土壤，团粒内部非活性孔隙、毛管孔隙数量多，保持的水分较多，使土温变幅减少，不易升温或降温，相对来说起到了调节土壤温度的作用，有利于农作物根系的生长。

2-3-4　改善土壤耕性，有利于作物根系伸展

有团粒结构的土壤疏松多孔，作物根系伸展阻力较小。同时其黏结性、黏着性也小，大大减少了耕作阻力，提高耕作效率和质量。

尽管团粒结构对土壤肥力起重要的作用，但对于砂土、砂壤土和轻壤土，不一定强调用团粒结构来改良土壤，只有黏重的土壤和粉粒为主的土壤，才有促进形成团粒结构的必要和可能。团粒结构体含量多少才是具有良好结构的土壤，没有统一的指标，一般用土壤孔性来表示，最好以

当地肥沃的土壤为依据,确立标准。

2-4 创造良好的土壤团粒结构的措施

良好的土壤团粒结构的形成是一个长期的过程,有人估计形成1cm厚的具有良好团粒结构的土壤需要约四百年的时间。由于受自然和人为因素的影响,土壤结构状况总在不断的变化。合理地利用土壤,有助于土壤团粒结构的形成,土壤肥力不断提高,不合理地利用土壤就会导致土壤结构性恶化,土壤肥力下降。在长期的农业生产实践中,一般认为培育良好的土壤团粒结构应采取以下农业措施:

2-4-1 精耕细作,增施有机肥料

我国有精耕细作和施用有机肥料的传统,精耕细作使表层土壤松散,虽然形成的团粒是水不稳性的,但也会起到调节土壤孔性的作用。连续施用有机肥料,可促进水稳定性团聚体的形成,并且团粒的团聚程度较高,各种孔隙分布合理,土壤肥力得以保持和提高。

2-4-2 合理的轮作倒茬

一般来讲,一年生或多年生的禾本科牧草或豆科作物,生长健壮,根系发达,都能促进土壤团粒的形成。秸秆还田、种植绿肥、粮食作物与绿肥轮作、水旱轮作等等都有利于土壤团粒结构的形成。

2-4-3 合理灌溉,适时耕耘

大水漫灌容易破坏土壤结构,使土壤板结,灌后要适时中耕松土,防止板结。适时耕耘,充分发挥干湿交替与冻融交替的作用,有利于形成大量水不稳定性的团粒,调节土壤结构性。

2-4-4 施用石灰及石膏

酸性土壤施用石灰,碱性土壤施用石膏,不仅能降低土壤的酸碱度,而且还有利于土壤团聚体的形成。

2-4-5 土壤结构改良剂的应用

土壤结构改良剂是根据团粒结构形成的原理,利用植物残体、泥炭、褐煤等为原料,从中提取腐殖酸、纤维素、木质素等物质,作为土壤团聚体的胶结物质。或模拟天然物质的分子结构和性质,人工合成高分子胶结材料。前者称为天然土壤结构改良剂,后者为人工合成土壤结构改良剂。由于天然土壤结构改良剂容易被微生物分解,而且用量大,很难在生产上广泛应用。人工合成的土壤结构改良剂不易被微生物分解,用量可大大减少,而且可与土壤保水剂、养分吸附材料一起使用,目前有些国家已经在生产中应用。

目前生产上普遍使用的土壤结构改良剂的种类、性质及使用方法如下:

天然土壤结构改良剂 ① 纤维素类,有纤维素糊、甲基纤维素、羧基纤维素等;② 木质素类,一般以纸浆废液为原料制成,包括木质素磺酸、木质素亚硫酸铵、木质素亚硫酸钙;③ 腐殖酸类,以泥炭、褐煤等为原料制成的胡敏酸钠或钾盐。

人工合成土壤结构改良剂 ① 乙酸烯酯和顺丁烯二酸共聚物的钙盐,为阴离子型的聚合物,一般在黏土上使用效果较好;② 聚丙烯腈钠盐,也是阴离子型的聚合物;③ 聚乙烯醇为非离子型聚合物;④ 聚丙烯酰铵。

结构改良剂的应用效果 施用结构改良剂能显著地增加土壤中水稳定性团粒的数量,而且使微团粒相互黏结,形成大的团粒。由结构改良剂黏结而成的团粒,一般具有较高的机械稳定

性、水稳定性和生物稳定性，并且孔隙度较大。据河北省土肥所研究资料表明，用纤维素黏胶（人造丝厂的废液提取物）的效果最好，用量为土壤质量的0.01%时，则团粒结构由原来的7.71%增加到41.3%，用量增加到0.03%时，则团粒可增加到76.8%。

结构改良剂的应用技术：① 施用量：一般以占干土质量的比例（一般采用百分率形式）来表示，大多在0.02%～0.2%之间，过多则提高费用，太少则效果不好；②施用时的土壤墒情：在田间持水量为700～800 $g \cdot kg^{-1}$ 时施用效果最好；③ 施用方法：粉剂直接施用或配成水溶液喷洒于表土，再耙耱与土壤充分混合。

土壤结构改良剂目前仍然昂贵，大多用于经济价值较高的作物上，盐碱土改良和防止水土流失也有应用。随着科学的发展，结构改良剂的成本将会逐步降低，在生产上广泛应用。

土壤耕性

土壤耕性是土壤在耕作时反映出来的特性。包括耕作的难易、耕作质量和宜耕期的长短，在一定程度上也是土壤物理机械性质的反映。

3-1　土壤物理机械性

土壤物理机械性是指土壤的黏结性、黏着性、可塑性以及其他受外力作用（农机具的剪切、穿透压板等作用）而发生形态变化的性质。而这些性质又决定于土壤质地、有机质和土壤水分的含量。

3-1-1　土壤的黏结性

土壤的黏结性是土粒间由于分子引力而相互黏结在一起的性质，这种性质使土壤具有抵抗外力不被破坏的能力，是耕作时产生阻力的主要原因之一，土壤的黏结性强弱决定于土壤质地和土壤含水量。质地愈细，黏粒含量愈多，比表面愈大，黏结性愈强。湿润土壤分子间通过水膜而相互黏结，含水量愈少，土粒表面水膜愈薄，黏结力愈强，水分增加时，土粒间距离增大而产生微弱的黏结性。

3-1-2　土壤的黏着性

土壤的黏着性是指在一定的含水情况下，土粒黏着其他物质的性质。黏着性是由于土粒与接触物体表面通过水分拉力而产生的。其强弱也同样决定于土壤的黏粒含量和土壤含水量，主要取决于土壤的含水量，干土没有黏着性，水分过多，土壤也失去黏着能力。

3-1-3　土壤可塑性

土壤可塑性是指土壤在一定含水量的范围内被外力塑成某种形状，当外力消失或干燥后，仍能保持所获形状不变的性能。可塑性的强弱主要与土壤的黏粒含量和水分含量有关。愈黏重的土壤可塑性愈强，砂土的可塑性很小，过干和过湿的土壤都没有可塑性，土壤可塑性只有在一定的含水量范围内才表现出来。土壤开始表现可塑性的含水量称为可塑下限（或下塑限）；土壤失去可塑性即开始变为流体时的含水量称为可塑上限（或上塑限）；上下塑限之间的含水量范围称为可塑性范围，差值称为塑性值。

当土壤在塑性范围耕作时，耕后易形成坷垃，有时因耕作不当，不仅达不到耕松土壤的目的，反而压实土壤，使土壤理化性质变坏，因此土壤在水分接近下塑限时耕作，是最有利的耕作时机，

此时土壤黏结性小,黏着性、可塑性尚未出现,耕作阻力小,不黏着农具,不易形成坷垃,故可达到易耕、高效、优质的要求。

3-2 土壤耕性好坏的衡量标准

我国农民在长期的实践中,认为土壤耕性的好坏应从以下三个方面加以判断:

3-2-1 耕作难易

农民把耕作难易作为判断土壤耕性好坏的首要条件,凡是耕作时省工省劲易耕的土壤称之为"土轻"、"口松"、"绵软"、耕作效率高,而耕作时费工费劲难耕的土壤称之为"土重"、"口重"、"僵硬"等,耕作效率低。通常黏质土,有机质含量少及结构不良的土壤耕作较难。

3-2-2 耕作质量

不同的土壤条件耕作后所表现出来的耕作质量是不同的,凡是耕后土垄松散,容易耕碎,不成坷垃,形成小的团粒结构,土壤松紧及孔隙状况适中,有利于种子发芽,出土及幼苗生长的,称为耕作质量好,相反,即称为耕作质量差。

3-2-3 宜耕期长短

适宜土壤耕作的时期,即土壤处于耕作易进行,耕后质量好的时期,此时期是由土壤含水量决定的。适宜耕作时期长,表现为"干好耕、湿好耕、不干不湿更好耕"。而宜耕期短,一般只有一两天,错过适期不仅耕作困难、费工费劲、而且耕作质量差,表现为"早上软、中午硬、到了下午锄不动",称为时辰土。宜耕期长短与土壤质地有机质含量及土壤含水量密切相关,质地越轻,有机质越多,宜耕期越长。总之,土壤耕性好就表现在耕作容易进行,耕后质量好,宜耕期长,反之耕性差。

3-3 改善土壤耕性的方法

影响土壤耕性的因素最主要的是土壤质地,有机质含量和土壤水分,土壤质地决定着土壤比表面积的大小,决定着土壤一系列物理机械性的强弱。水分则控制这些性能的表现。土壤有机质除影响土壤的比表面积外,其本身疏松多孔,又影响土壤物理机械性的变化。所以改善土壤耕性应从以下几方面着手:

3-3-1 增施有机肥

有机肥料能提高土壤的有机质含量。有机质可促使土壤形成良好的团粒结构,降低黏质土壤的黏结性、黏着性和可塑性,而对砂质土来说,以上三性则有所增加,利于形成团粒,因此增施有机肥料对砂、黏、壤土的耕性均能改善。

3-3-2 改良土壤质地

对于过砂过黏的土壤,可通过客土掺砂或掺黏改善其耕性。客土时最好与施有机肥结合进行,即用砂土垫圈的有机肥施入黏土地,用黏土垫圈的有机肥施入砂土地,这样即节省劳力,又能改善土壤的耕性。另外,还可根据质地层次情况采取翻砂压黏或翻黏压砂的办法。

3-3-3 合理灌排、适时耕作

根据土壤的水分状况,合理灌排水,可以调节与控制土壤水分维持在适耕范围内以达到改善耕性提高耕作质量的目的,利用灌水进行"闷土",可使黏质土块松散。低洼处湿地,通过排水降低土壤含水量,控制在土壤下塑限含水量以下,避免土壤可塑性与黏重性出现,也能减少土壤耕

作阻力,改善土壤耕性。

4　土壤吸收性能

土壤能否满足作物对养分的长期需要,不仅取决于养分数量的多少,转化速度的高低,而且还取决于养分在土壤中的保持时间长短。而保持时间的长短与土壤的吸收性能直接相关。所谓土壤吸收性能就是土壤吸收保持离子、分子、化合物的性质。对各种养分来说,土壤的吸收性能又叫保肥性,而保肥性能的大小与土壤胶体密切相关。

4-1　土壤胶体

土壤胶体是指土壤中小于1 μm的土粒和土壤溶液组成的分散系。一般情况下,把土壤固相颗粒作为分散相,而把土壤溶液和土壤空气看作分散介质,其中分散系中的土粒称为土壤胶粒,它是土壤中最活跃的部分,是土壤各种理化性质的基础。

4-1-1　土壤胶体的种类

土壤胶体从形态上可以分为无机胶体(也称矿质胶体)、有机胶体和有机无机复合体三种类型。

无机胶体　无机胶体除少部分较大颗粒为原生矿物外,大部分都属于次生矿物,包括氧化硅类、三氧化物类和层状铝硅酸盐类等各种类型,后者又称粒土矿物,其晶型结构由硅氧片、铝氧片两个基本单位构成。通常用土壤中黏粒的含量来反映土壤无机胶体的数量。

有机胶体　有机胶体即土壤中的有机物质,腐殖质是土壤有机胶体的主要部分,蛋白质、多肽、氨基酸以及糖类高分子化合物也具有胶体的性质,土壤中的微生物也具有胶体的性质。

有机无机复合体　土壤中矿质胶体和有机胶体很少单独存在,大部分相互结合成为有机无机复合体。因为腐殖质存在着活泼的官能团,黏土矿物表面也存在着许多活泼的原子团或化学键,它们之间必须产生各种作用,相互结合在一起,形成各种性质不同的有机无机复合体。

4-1-2　土壤胶体的结构

一般的土壤胶体颗粒构造可分为三部分:胶核、决定电位离子层和补偿离子层(图6-10)。胶核是胶体颗粒的核心部分,由腐殖质、硅酸盐矿物、蛋白质分子以及有机无机复合体组成。由于胶核带电使胶粒表面带有一定数量的阳离子或阴离子,这部分被吸附固定的阳离子或阴离子数量将决定胶核所表现出来的负(正)电荷大小,故称这一层为决定电位离子层。为了补偿或中和决定电位离子层的电位,必然吸附介质中与其电荷相反的离子围绕在其周围,形成补偿离子层。补偿离子层按其被决定电位离子层吸着力的强弱和活动情况,又分为两部分,一部分紧靠决定电位离子层,不能自由活动,称为非活性补偿离子层;剩下的一部分补偿离子层,离核较远,稀疏地分布在胶体的外围,数量比较少,称为扩散层。这种扩散层中的离子可与土壤溶液中的离子互相交换。

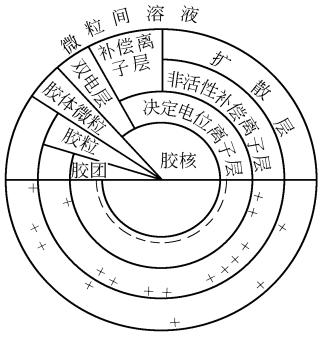


图6-10　土壤胶体微粒构造

4-1-3　土壤胶体的性质

表面积和表面能　一定质量的物体，颗粒愈细，表面积就愈大，单位质量的物质的表面积，即比表面积，也就愈大。以球体代表相当的粒级为例，可看出不同粗细的土粒总面积的巨大差别（表 6-6）。

表 6-6　不同粒径土粒的总表面积

球的直径/cm	相当的土壤黏级	总表面积/cm^2
1	粗砾	3.14
0.1	粗砂	31.42
0.05	中砂	62.83
0.01	细砂	324.16
0.002	粗粉粒	1570.86
0.0002	细粉粒	15708.00

由于土壤黏土矿物的层状结构和腐殖质的网状多孔结构，使得土壤胶体不仅有巨大的表面积，还有很大的内表面积，因此，含凡有机质含量高的 2∶1 型黏土矿物多的土壤比表面积就大；反之，有机质含量低，1∶1 型黏土矿物多的土壤比表面积就较小（表 6-7）。

表 6-7　几种土壤胶体的比表面积

胶　体　类　型	比表面积/($m^2 \cdot g^{-1}$)
蒙脱石	600～800
伊利石	50～200
高岭石	1～40
蛭石	600～800
水铝英石	70～300
腐殖质	800～900

就土壤黏粒而言，黏粒表面分子接触的是土壤溶液或空气，因而受力不均，致使表面分子具有一定的能量，称为表面能。土壤的物理吸附作用就是表面能作用的结果，一般表面能的大小与表面积成正相关，土壤质地愈黏表面能就愈高，物理吸附作用就愈强。

土壤胶体的带电性　土壤胶体带电的事实早已由电渗与电泳等现象所证实，土壤胶体电荷的来源，因其组成部分的特性不同，产生电荷的机制也不一样，有下列几种可能：

晶格离子同晶代换作用产生电荷。这种电荷的数量决定于晶格中间晶代换离子的多少，而与土壤环境的 pH 无关，故称为永久电荷。土壤中的黏土矿物是晶格构造，当晶格中某一阳离子被另一电量不等的同晶阳离子代换时，黏粒便产生电性，一般是负电。如黏土矿物晶格中的 Al^{3+} 被 Mg^{2+} 等代换，Si^{4+} 被 Al^{3+} 代换，使晶格中正电荷减少，所以这些黏土矿物颗粒带负电。

晶格断裂产生电荷。矿质胶体受到外力时，矿物晶格边缘或边角上发生离子的丢失，即断键，从而产生了剩余的价键。以这种方式产生的电荷是以负电荷为主，也属于永久电荷，并且高岭石＞伊利石＞蒙脱石。

胶体表面分子解离产生电荷。黏土矿物表面的—OH，腐殖质分子的酸性含氧官能团（如羟基、酚羟基）在介质的 pH 发生变化时，就有不同程度的解离，从而使胶体微粒带电。如高岭石

在pH＜5时，它表面的—OH基就解离出H^+，使高岭石胶粒带负电，而铁铝的二、三价氧化物在酸性条件下（pH＜5）吸附OH^-而带正电荷，由于这种电荷的带电性质及数量多少，是随着土壤环境的pH而变化，所以称为可变电荷。自然土壤的pH一般在5～9之间，所以土壤胶体一般都带负电荷，这对土壤吸附保持阳离子养分不被流失，即增加土壤的保肥性有着重要的意义。

土壤胶体的凝聚和分散　胶体一般以两种状态存在，一种是均匀地分散在介质中，称溶胶；另一种是相互凝结聚合在一起，称为凝胶。土壤胶体存在的状态主要受两种力的作用：一是胶体微粒之间的静电排斥力，它使胶体颗粒分散；二是胶体微粒之间的分子引力，它使土壤胶体颗粒相互吸引呈凝聚状态。如果静电排斥力大于引力，则胶体呈分散的溶胶状态，反之则呈凝胶状态。

影响土壤胶体存在状态的因素主要有：胶体颗粒所吸附的阳离子的价数及其浓度。一般而言，如果土壤胶体所吸附的是二价以上的阳离子，如Ca^{2+}、Mg^{2+}、Fe^{3+}等，由于其不仅电荷密度大，而且水化半径小，使土壤胶体微粒相互团聚凝结起来。如果是一价阳离子，如Na^+、K^+、NH_4^+等，它们的电荷密度小，但水化半径大，使胶体微粒呈分散状态。H^+因为水化半径小电荷密度大，与其他一价阳离子不同，对胶体的凝聚力很强。土壤中常见的阳离子按其对胶体的凝聚力的大小，可排成如下顺序：

$$Fe^{3+} > Al^{3+} > H^+ > Ca^{2+} > Mg^{2+} > K^+ > NH_4^+ > Na^+$$

同一种离子、浓度越高对胶体微粒的凝聚作用就越大，土壤中的离子浓度随干湿交替，冻融作用及各种耕作措施，包括施肥、灌水、中耕、烤田等变化，从而使胶体的存在状态发生变化。典型例子是施用石灰增加土壤中Ca^{2+}浓度，从而促进土壤胶体微粒凝聚，形成良好的结构。总之，土壤胶体的凝聚和分散直接影响土壤的许多重要性质，尤其是土壤的结构，土壤的通透性和土壤的耕性等。

4—2　土壤吸收性能

如前所述，由于土壤是一个多孔体，同时在胶粒表面有巨大的表面能及带有电荷，使土壤具有明显的吸收性能。这种性质对植物营养，水分状态，土壤肥力以及土壤自净能力均起到重要作用，按照其发生的方式，土壤吸收性能分为五种类型。

4—2—1　机械吸收性能

所谓机械吸收是指土壤对进入的物质的机械阻留作用。土壤是个多孔的体系，进入土壤中的物质，如污水、洪淤、灌溉中携带的土粒以及施入的有机肥颗粒，均可被截流保存在土壤中。土壤机械吸收的程度与土壤质地、结构、松紧度情况有关。

4—2—2　物理吸收性能

是指土壤对分子态物质的保持能力。因为土壤胶体具有巨大的表示能，能吸附气体、液体中的分子。土壤物理吸附强弱主要受质地和胶体类型的影响，土壤颗粒愈细，2∶1型的黏土矿物和有机胶体愈多，表面积愈大，物理吸收作用就越强烈。用泥土垫圈可消除臭味，改善环境卫生。

4—2—3　化学吸收

化学吸收作用是指易溶性盐在土壤中转变为难溶性化合物而保留在土壤中的过程。在土壤中易发生化学吸附的主要是一些酸根离子，如磷酸根、碳酸根、硫酸根、有机酸根等常常使养分的有效性降低，对于磷的有效性影响格外大。

4-2-4　生物吸收作用

土壤中的微生物和根系在生命活动过程中,把有效性养分吸收、积累、保存在生物体中,这种作用称为生物吸收作用。生物吸收的重要特点表现在:选择性;表聚性;创造性;临时性。因此生物吸收作用是土壤养分被生物临时固定。

4-2-5　物理化学吸收性能

由于土壤胶体的带电性,可以把土壤溶液中的离子吸附在胶体、微粒的表面上,实际上也就是吸附在土壤胶体微粒的扩散层中,被吸附的离子可以被其他的离子替代而解吸,重新进入土壤溶液中,供作物吸收利用。这种发生在土壤溶液和土壤胶粒界面上的物理化学反应就是土壤物理化学吸收作用,物理化学吸收对土壤的理化性质及肥力的影响极大。

4-3　土壤的离子交换作用

离子交换作用是指土壤溶液中的阳离子将胶体上吸收的阳离子代换下来,也就是离子之间相互交换位置,被代换下来的离子称为离子解吸。它与离子吸附作用是不同的,离子吸附主要是土壤胶体通过静电引力把溶液中的离子吸附在胶粒的表面上,是土壤胶粒与离子间的相互关系,具体地说是在扩散层中进行的。当然,没有吸附就不存在交换,二者总处在动态平衡中。土壤中既有阳离子交换作用,也有阴离子交换反应,但主要是阳离子交换反应(图6-11)。

图6-11　土壤胶体的离子交换作用

4-3-1　土壤离子交换作用的特点

土壤离子的交换反应有以下几个特点:

交换反应是可逆的　被吸附的离子可以进入土壤溶液中,土壤溶液中的又能重新被吸附。

交换反应是等量进行的　与其他化学反应一样,土壤离子之间的交换反应也是等量进行的,如一个二价阳离子可以交换两个一价阳离子。

交换反应受质量作用定律的支配　尽管高价离子的交换能力大于低价离子,但如果提高低价离子的浓度,也可以将高价离子从土壤胶体上交换下来。

4-3-2　影响土壤离子交换反应的因素

影响交换反应的因素主要有离子的交换能力、溶液的浓度和胶体的表面性质,此外,环境条件对离子交换也有明显的影响。影响离子交换力的因素主要是离子的电荷数、水化半径及其浓度。一般说来,离子价数愈高,交换能力愈强;对于同价离子,水化半径愈小,交换能力愈强;离子浓度愈高,交换能力愈强。这与影响离子的吸附能力因素很相似。

不同类型的胶体其表面的电荷分布、电荷密度、表面能等性质差异很大。如钙、镁的交换能力相似,但蒙脱石对钙的亲和力远大于镁。

4-3-3　土壤阳离子交换量

所谓土壤阳离子交换量是指土壤吸附的交换性阳离子的最大量,一般在pH=7的条件下测定,过去用 $m\cdot e\cdot 100\ g^{-1}$ 土来度量,现在则采用国家标准规定的法定单位 $mmol\cdot kg^{-1}$,通常用英语缩写CEC来表示土壤阳离子交换量。土壤阳离子交换量的大小直接反映土壤速效养分(交换性阳离子)的数量,是土壤肥力重要指标之一,也是土壤保肥能力和缓冲性能的重要指标。不同

土壤阳离子交换量相差很大（表 6-8），一般认为阳离子交换量小于 100 mmol·kg^{-1} 时，保肥能力弱，100～200 mmol·kg^{-1} 时为中等，大于 200 mmol·kg^{-1} 时则强。影响阳离子交换量的因素主要有胶体的数量、种类和成分以及土壤的 pH。一般说来，土壤胶体数量愈多，2∶1 型蒙脱石类及有机胶体愈多，pH 愈高，则阳离子交换量愈大，反之，则阳离子交换量愈小。

表 6-8　不同土壤胶体的阳离子交换量（单位 mmol·kg^{-1}）

胶体类型	一般范围	平均值
蒙脱石	600～1000	800
伊利石	200～400	300
高岭石	30～150	100
含水氧化铁铝	极微	极微
有机胶体	2000～5000	3500

4-3-4　土壤盐基饱和度

土壤胶体所吸附的阳离子可分为两类，一类为盐基离子，包括 Ca^{2+}、Mg^{2+}、K^+、Na^+ 和 NH_4^+ 等；还有一类是产生酸的离子，包括 H^+、Al^{3+}。一般用盐基饱和度来表示土壤胶体上交换性盐基离子与全部交换性阳离子的摩尔比，即：

$$\text{盐基饱和度}(\%) = \frac{\text{交换性盐基量}}{\text{阳离子交换量}} \times 100\%$$

中性或石灰性土壤，由于没有或只有少量的交换性 H^+、Al^{3+}，全部交换性离子几乎都是盐基离子，故称盐基饱和土壤。我国北方大部分土壤都是盐基饱和的。

土壤盐基离子饱和度的大小影响盐基离子的有效性，胶体上盐基离子饱和度愈大，其被溶液中其他离子代换下来的机会就愈多，该盐基离子的有效性就愈高，这种作用称“离子饱和度效应”。农谚“施肥一大片，不如一条线”，就是根据这种效应在生产上常见的施肥措施。

5　土壤的酸碱性

土壤的酸碱性是土壤固相和土壤液相的性质的综合表现，在土壤溶液中由游离的 H^+ 或 OH^- 显示出来。土壤的酸碱反应对土壤物理化学性质，微生物活动及植物生长都有很大的影响，更直接地影响到养分的有效性，因此，它是土壤的一个很重要的化学性质。我国土壤的 pH 一般在 4～9 之间，在地理分布上有“东南酸、西北碱”的规律性，大致可以长江为界，长江以南的土壤多为酸性或强酸性，长江以北的土壤多为中性或碱性，少数地区为强碱性。

5-1　土壤酸性

5-1-1　土壤酸性产生的原因

土壤之所以呈酸性，主要是由于土壤中存在着大量的致酸离子 H^+ 和 Al^{3+}，这些致酸离子的形成取决于气候、母质、生物等因素，也与农业措施密切相关。在高温高湿的条件下，土壤风化作用强烈，大量的盐基淋失，保留在土壤胶体上的是吸附力极强的 H^+ 和 Al^{3+} 在冷湿条件下，来源

于针叶林的枯枝落叶腐解后形成的富里酸，使土壤进行酸性淋溶，导致盐基的淋失，而 H^+ 相对增多。土壤微生物和根系呼吸产生的 CO_2 和有机物质分解产生的有机酸也可增加土壤的酸度；一些矿物成分中含有酸性基团，如硫铁矿（FeS）等，经氧化而产生硫酸。施入土壤中的酸性肥料，作物有选择性从土壤吸收某些养分，也使土壤酸化。由于燃煤等形成的酸雨也是当今土壤酸的来源。

5-1-2　土壤酸的类型

土壤呈酸性与土壤溶液中的 H^+ 浓度有关，但主要取决于土壤胶体上吸附的致酸离子的数量，这两者之间存在着平衡的关系，因此土壤酸可分为两种类型：

活性酸　活性酸是指由土壤溶液中游离的 H^+ 表现出的酸性。活性酸的大小一般用 pH 来表示，pH 是土壤溶液中 H^+ 浓度的负对数（$pH=-\lg[H^+]$）通常采用 1∶5 或 1∶1 的水浸液测定。土壤溶液中 H^+ 浓度愈大，活性酸度愈大，pH 越小，反之，则 pH 越大。活性酸对土壤理化性质，土壤肥力以及植物生长发育都有直接影响，所以又叫实际酸度或有效酸度。

潜在酸　土壤胶体上吸附的 H^+ 和 Al^{3+} 等致酸离子只有在通过离子的交换作用进入土壤溶液时才显示出酸性，是土壤酸性的潜在来源，故称为潜在酸。一般用交换性酸度或水解性酸度来表示其大小。

所谓交换性酸度是指用中性盐溶液（KCl、NaCl、$BaCl_2$ 等）处理土壤时，土壤胶体上吸附的交换性 H^+ 和 Al^{3+} 被替代下来进入土壤溶液中，此时不但交换性氢离子可使溶液的酸度增加，交换性 Al^{3+} 因水解产生大量的 H^+，也使土壤溶液的酸度大大提高，一般用酸碱滴定的方法来测定溶液的酸度。

$$H^+ \boxed{\text{胶体}} Al^{3+} + 4KCl \qquad \boxed{\text{胶体}} 4K^+ + Al^{3+} + H^+ + 4Cl^-$$

$$Al^{3+} + 3H_2O \qquad Al(OH)_3 + 3H^+$$

水解性酸度是土壤潜在酸的另一种表示方法。一般采用弱酸强碱盐溶液（通常用 pH＝8.2，浓度为 1 $mol \cdot L^{-1}$ 醋酸钠溶液）浸提土壤，把土壤胶体上吸附的交换性 H^+ 和 Al^{3+} 交换出来而形成的酸度称为水解性酸度。

土壤水解性酸度一般都高于交换性酸度。其实，水解性酸度和交换性酸度只是用不同的浸提剂所测得的潜在酸度的不同数值，两者并没有本质的区别。它们都是表示潜在酸的一种方法，是土壤酸度的容量指标，都可以作为改良酸性土壤时计算石灰需要量的参考数据。

活性酸和潜在酸是同处于一个平衡系统的两种酸，二者可以相互转化，潜在酸被交换出来即变成活性酸，活性酸被胶体吸附就成为潜在酸。

5-2　土壤碱性

碱性土壤的成因包括干旱的气候、生物选择性吸收盐基离子和土壤母质，主要原因是土壤溶液中弱酸强碱盐的水解。土壤中的碳酸盐和重碳酸盐类，如 Na_2CO_3、$NaHCO_3$、$CaCO_3$、$Ca(HCO_3)_2$ 等的水解可产生大量的 OH^-，使土壤 pH 升高：

$$Na_2CO_3 + 2H_2O \qquad 2NaOH + H_2CO_3$$

如果土壤中 Na_2CO_3 或 $NaHCO_3$ 含量很高，土壤呈强碱性，如一些碱土或碱化土。如果是钙镁碳酸盐类，由于它们的溶解度很低，土壤的 pH 一般不高，呈弱碱性（pH7.5～8.5），这种因

石灰性物质所引起的弱碱性反应，称为石灰性反应。这种土壤称为石灰性土壤，一般用稀 HCl 溶液来检验，在我国北方石灰性土壤的分布很广。

碱性土因其胶体上大量吸附着 Na^+，导致土壤颗粒分散，使土壤的物理性质恶化，农民形容碱土为“干时硬邦邦，湿时水汪汪”，作物产量极低，因此在改良碱性土壤时，即要调节其 pH，又要考虑改善其物理性状，兼而治之，才能达到改土的目的。

5-3　作物对土壤酸碱反应的适应性

作物正常生长一般均要求土壤有合适的酸碱度，有些作物对酸碱反应很敏感，如甜菜、紫苜蓿等只能在中性和微碱性土壤中生长。茶树、柑橘等必须生长在强酸性和酸性土壤上，这些对酸碱特别敏感的植物称为土壤酸碱指示植物。大多数农作物的适应性较广，对 pH 要求不太严格。

5-4　土壤酸碱反应与土壤肥力的关系

5-4-1　土壤酸碱反应与养分有效性的关系

土壤养分的有效性在不同的 pH 条件下差异很大（图 6-12），除了 Fe、Mn、Zn、Cu 和 Co 在酸性条件下有效性较高，其他营养元素在中性和碱性条件下有效性较高。

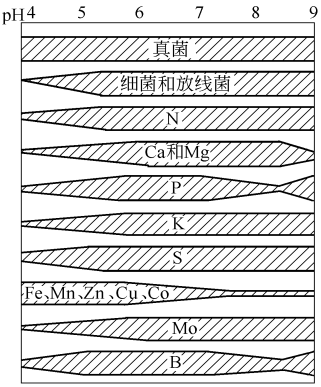


图 6-12　土壤酸碱度与养分有效性及生物活性的关系

土壤中磷的有效性受 pH 影响最大，土壤中磷一般在 pH6～7.5 时有效性高，在上述反应范围内土壤中磷化合物通过根系分泌的碳酸和有机酸的分解产生可溶性磷，提高了磷的有效性；pH 大于 7.5 而土壤中含有大量碳酸钙时，则会产生化学沉淀反应，生成各种难溶性的磷酸钙盐；pH 小于 5 时，土壤中活性铁铝增加，使可溶性磷酸盐转化成难溶性的铁铝磷酸盐，大大降低了磷的有效性。

土壤 pH 对土壤中各种微量元素的有效性，也有极为密切的关系，一般说来，pH 主要影响微量元素的存在形态。如 Fe、Mn、Zn、Cu 等，在碱性条件下均呈氢氧化物的形态，溶解度低，可免于在土壤中被淋失，但却降低其有效性。在强酸条件下，增加其溶解度，有效性较高，而另外一些元素则在碱性条件下增加了其溶解度，如 Mo 在碱性条件下转化为钼酸盐形态，溶解度增大，提高了有效性，但淋失量也相应增加。土壤 pH 在 4.7～6.7 之间，硼的有效性最高，在这个范围内，水溶性硼的含量随 pH 的增高而有所提高；pH 在 7.1～8.1 时，土壤硼的有效性随着 pH 的提高而降低。目前证明硼的有效性受到 pH 升高的影响，主要原因是三氧化物对硼的固定。因此当土壤有机质增加，水分充足时，有利于硼的转化，使有效硼的含量增多。

5-4-2　土壤酸碱反应与土壤生物的关系

在强酸性土壤中，真菌比细菌的活性大，所以在酸性土壤中，不仅细菌数量少，而且种群比较简单，土壤酸碱度还影响土壤中某些植物病原微生物的活性。如 pH＜5.5 可控制立枯病菌的繁殖、硝化和反硝化细菌都需要合适的酸碱度。氮素的铵化过程最适宜的 pH 为 6.5～7.5，硝化

过程可以在 pH5.5～10 范围内进行，但最适宜的 pH 为 6.5～8.0，低于 pH4.5 时就会停止，反硝化过程最适宜的 pH 为 7～8.2，低于 pH5.2 或高于 pH9 时就会明显下降。

5-5 土壤酸碱性的调节

大多数土壤的酸碱度适合植物的生长，但成土母质，因所处气候条件、不合理的农业耕作制度和管理措施会使土壤酸化或碱化，所以对土壤酸碱度必须经常适当的进行调节。

5-5-1 土壤酸性的调节

土壤酸性的调节目的一方面是中和活性酸，更重要的是中和潜在酸。通常以施用石灰的方法来降低土壤酸度，其原理是通过 Ca^{2+} 或 Mg^{2+} 把土壤胶体上致酸离子代换下来，并将它们在土壤溶液里中和掉。石灰施用量可根据土壤潜在酸来计算，即

$$\text{石灰需要量} = \text{土壤体积} \times \text{土壤容重} \times \text{潜在酸度} \times 10^{-3} \times \text{摩尔质量}$$

式中：石灰需要量单位为 kg/hm²；土壤体积单位为 cm³；土壤容重单位为 g/cm³；潜在酸度单位为 mol/(kg·hm²)；摩尔质量单位为 kg/mol；10^{-3} 为将 g 转换为 kg 的系数。

施用的石灰性物质一般有 $CaCO_3$（石灰石）、CaO（生石灰）和 $Ca(OH)_2$（熟石灰），其中以生石灰中和酸性最强，熟石灰次之，石灰石最弱。中和的速度以熟石灰为最快，但不持久；石灰石最慢，但比较持久。在施用时还要石灰物质的细度，不要太细或太粗，施入土壤时要和土壤充分混匀，并注意施用的时期，以避免对植物造成危害。

5-5-2 土壤碱性的调节

调节土壤碱性的方法主要有以下几种：施用有机肥料，利用其分解产生的大量 CO_2 和有机酸中和土壤中的碱性物质，从而降低土壤 pH；施用硫磺、硫化铁、废硫酸、绿矾（$FeSO_4$）等；施用生理酸性肥料（$(NH_4)_2SO_4$、K_2SO_4 等）；施用石膏、硅酸钙、过磷酸钙、通过 Ca^{2+} 将胶体上的 Na^+ 代换下来，并随水流出土体，从而降低 pH 并改善土壤的物理形状。

5-6 土壤的缓冲性能

土壤的缓冲性能是指土壤抵抗酸碱度剧烈变化的能力。少量的酸碱物质可以使水溶液的 pH 发生明显的变化，但向土壤加入少量的酸碱物质时，其 pH 并不发生明显的变化。这是由于土壤本身具有缓冲能力，可以阻止酸度发生变化，而使土壤溶液的 pH 保持在一定范围之内。土壤的缓冲性能也是土壤的一个重要性质，它能使土壤经常保持在一定的酸碱范围，这对作物的正常生长和土壤微生物的生命活动有重要意义。如果没有这种缓冲能力，那么由于植物根系的呼吸，微生物的生理活动，有机质的分解，化肥的施用等，都会引起土壤酸碱度的剧烈变化，而有害于植物和微生物的生长发育。

5-6-1 土壤具有缓冲能力的原因

土壤具有缓冲作用的原因是多方面的。

第一 土壤胶体上存在的大量吸附性阳离子（包括盐基离子和氢离子），通过离子交换反应具有缓冲作用。例如：当向土壤里加入酸性物质时，发生 H^+ 和胶体吸附性盐基离子的交换作用，使土壤溶液 H^+ 浓度不致增加。其反应如下：

$$\text{土壤}\begin{matrix}Ca^{2+}\\ \\ 2K^{+}\end{matrix} + 4HCl \qquad \text{土壤}\ 4H^{+} + 2KCl + CaCl_2$$

当向土壤加入碱性物质时，则土壤的潜在酸转化为活性酸，并与溶液中的 OH^- 发生中和作用，使土壤 pH 也不至于因加入碱性物质而变化。其反应如下：

$$\text{土壤}\ H^{+} + NaOH \qquad \text{土壤}\ Na^{+} + H_2O$$

第二　土壤溶液中含有各种弱酸（如碳酸、磷酸、硅酸、腐殖酸和有机酸等）及其盐类，也具有缓冲作用。例如：

当加入酸性物质时：$CaCO_3 + 2HCl \qquad CaCl_2 + H_2O + CO_2$

当加入碱性物质时：$H_2CO_3 + Ca(OH)_2 \qquad CaCO_3 + 2H_2O$

第三　土壤中含有许多两性物质，如蛋白质、有机酸、氨基酸等，都可以起缓冲作用，其中氨基可以中和酸、羧基可以中和碱。

$$RCH\begin{matrix}NH_2\\ \\ COOH\end{matrix} + HCl \qquad RCH\begin{matrix}NH_3Cl\\ \\ COOH\end{matrix}$$

$$RCH\begin{matrix}NH_2\\ \\ COOH\end{matrix} + NaOH \qquad RCH\begin{matrix}NH_2\\ \\ COONa\end{matrix} + H_2O$$

第四　在酸性土壤中，铝离子也能起缓冲碱的作用。因为活性铝离子水解后，释放出大量的 H^+ 而中和外来的 OH^-，使碱性不能增加。

5-6-2　影响土壤缓冲能力的因素

土壤胶体的类型及其阳离子交换量　一般说来，土壤阳离子交换量愈大，其缓冲能力愈大。有机胶体的缓冲能力大于无机胶体，在无机胶体中，蒙脱石类＞伊利石类＞高岭石类＞含水氧化铁＞含水氧化铝。

土壤盐基饱和度　在土壤阳离子交换量相等的条件下，盐基饱和度愈高，对酸的缓冲能力愈大。反之，盐基饱和度愈低，对碱的缓冲能力愈大。

复习思考题

1　土壤容重在生产上有哪些应用？
2　什么是农业生产上理想的土壤孔隙状况。
3　说明团粒结构与土壤肥力的关系。
4　如何促使土壤团粒结构的形成？
5　土壤物理机械性的影响因素有哪些？
6　说明土壤阳离子代换量的概念，意义及影响因素。
7　解释下列农谚“施肥一大片，不如一条线”的科学道理。
8　土壤酸有几种类型？举例说明土壤酸碱反应与养分有效性的关系。

第三节 土壤环境的调控

随着国民经济的发展,工业、交通、住房等占用大量耕地。我国土壤沙漠化非常严重,每年约有27万公顷农田和草场变为沙漠,还有大量耕地因各种污染而无法利用,人均耕地面积不断减少。我国尽管幅员辽阔,但耕地面积非常缺乏,耕地极其珍贵。解决我国人口与粮食问题的唯一可行的方法就是充分合理地利用现有的土壤资源,维持和提高土壤肥力。

土壤培肥

我国提高农产品产量的基本途径是提高单位面积产量。提高单产除了采取各种有效农业措施外,培肥土壤、建设高产农田是基础。培肥土壤建设高产稳产农田,首先应解决高产农田的指标,即标准。因农业利用不同,高产农田指标可分为旱田与水田两种。

1-1 高产稳产旱田的指标

1-1-1 深厚的土层

即从地表至岩石层或砂层之间壤质或黏质土层的厚度。一般农田大于50 cm,果园大于100 cm,方可满足养分、水分的要求。

1-1-2 良好的质地层次

全土层为壤质土,最好表层为壤质偏砂,而心土层壤质偏黏,前者有利发苗扎根,后者有利于托水托肥,有后劲。

1-1-3 有机质含量丰富

北方旱田土壤其土壤养分含量,理化性状,土壤肥力,作物产量等都与土壤有机质含量呈正相关,我国北方高产旱田土壤有机质在1.5%~2.0%。

1-1-4 酸碱适中无毒害物质

土壤酸碱性应为微酸性—微碱性,即pH在6.0~7.8之间,土壤中没有过量盐碱及一些还原性物质和污染物。

高产稳产农田除了上述土壤自身条件外,尚需有以下环境条件,才能发挥土壤自身因素的增产作用。这些环境条件是

1-1-5 地面平坦,能灌能排,保持水土,防止流失。

1-1-6 地下水位不宜过高,应在2 m以下,以利排灌。

1-1-7 有适当的田间防护措施。如农田防护林、梯田等,以防风蚀和水蚀。

上述高产稳产指标中,土壤条件是高产条件,而环境条件则是稳产条件,因此必须两者兼备才能高产稳产。

1-2　高产稳产水田的指标

1-2-1　具有良好的土体构造

应有较厚的耕作层,耕层厚度为15～20 cm壤质;有适度发育的犁底层6～8 mm厚,排水适度的心土层,垂直解理,壤质或黏壤,土壤厚度大于80 cm。

1-2-2　土壤有机质含量不是越多越好,最好是2.0%～3.5%,过多通气不良,易产生还原性物质,反而不利于稻作生产。

1-2-3　适当低的地下水位

稻田虽然需建立水层,但地下水位不应过高,过高影响土壤通气和水稻生长。非灌水期的地下水位应为1～0.6 m,以保证灌水期与地下水不连通。

1-2-4　适当的渗透量

从经济角度讲,用水量应尽量少;但从水稻增产角度来看,必须有适当的土壤渗漏,有利于水稻生长,是水稻高产所必须。我国稻田渗漏以10～20 mm/昼夜为宜。

1-2-5　良好的排灌条件

排水不仅是烤田或秋季落干时迅速排除农田水的需要,而且也是降低地下水位,提高土壤渗漏的有效措施。无论是排还是灌,都应坚持单排单灌,防止串灌或串排。

1-3　高产稳产田的建设与培肥措施

培育高产的肥沃土壤,必须在农田基本建设创造高产土壤的环境条件的基础上,进一步运用有效的农业技术措施来培肥地力。培肥地力是一项综合性工作,它包括增施有机肥、扩种绿肥、深耕改土、熟化耕层、合理轮作、科学施肥和合理灌溉等。其中最根本的起决定作用的还是增施有机肥料,不断补充土壤腐殖质。

1-3-1　搞好农田基本建设

搞好农田基本建设能有效地减少自然因素(如气候、地形、降水等)对土壤肥力因素的不利影响。平原地区要实行田园化种植,包括平整土地、健全排灌系统、推广各种灌溉技术;丘陵山区的农田基本建设主要是水土保持、造林绿化、整修梯田、开发水源等项内容,其中防止水土流失是丘陵山区的重要问题。

1-3-2　深耕改土

深耕是农业措施的基本环节。深耕可加厚活土层,改善土壤结构,协调土壤水、肥、气、热的关系,增加土壤蓄水保肥能力。为收到通过深耕达到改土培肥的良好效果,应同时配合施用有机肥料与合理灌溉。当然,具体的深耕技术要考虑深耕深度、深耕方法和深耕的时间。如砂质土不宜耕得过深;风沙土地区或水土流失严重地区,可采用少耕或免耕法;北方旱作区进行秋季深耕有利于晒垡、熟化和有机质分解,并可多蓄存雨雪增加土壤水分。

1-3-3　合理轮作,用养结合

合理轮作和间作套种是培肥土壤,增加产量的有效措施。主要好处表现在:首先可以调节和增加土壤养分。如采用粮食、经济作物(用地作物)与豆科绿肥作物(养地作物)合理轮作或间作套种,就可以避免用地作物对土壤地力的大量消耗,调节或增加土壤养分,使土壤愈种愈肥。其次轮作及间作套种可以改善土壤物理性质和水分热状况。此外,轮作及间作套种可以改变寄主

及耕作方式和环境条件，有利于消灭或减轻杂草和病虫对作物的危害，减轻土壤水分和养分的无益消耗，间接地起到培肥土壤的作用。“庄稼要好，三年一倒”，“茬口倒顺，强似上粪”充分说明了合理换茬的好处。

1-3-4　合理灌排、以水调肥

合理灌溉，不仅可适时适量地按需供水，灌水均匀，节约用水，而且可以避免或减少冲刷地面、破坏结构、淋失养分、保持土壤较好的水、肥、气、热状况。合理灌溉即要讲究灌溉方法，还应注意灌溉水的水质，以防止土壤污染。如果只灌无排，不仅不能抗御洪涝灾害，还会抬高地下水位，引起盐碱、涝渍水害，尤其是在低洼、黏质土地区更要注意排水。

1-3-5　科学施肥

施肥的主要作用是补充土壤有机质与速效养分，以供应作物所需要的营养物质并培肥地力。科学施肥应该注意：增施有机肥，配合施用化肥；根据土壤特点及肥料性质选择施用肥料；根据作物营养特性考虑施肥方法和施肥数量。

1-3-6　营造田间防护林，改善小气候

营造田间防护林网，可改善地面小气候，降低风速，减轻风害，提高近地面大气湿度，盐碱土地区可抑制或减轻地表返盐。

中低产田土壤的改良

中低产田的划分界限目前还没有统一的标准，不同地区有所不同。一般以当地大面积近三年平均每公顷产量为基准，低于平均值20%以下为低产田，处于平均值20%以内的为中产田，二者一起称为中低产田。我国现有耕地中，主要的中低产田土壤有北方干旱、半干旱地区的盐碱土和风沙土，南方热带、亚热带地区的红黄壤酸瘦土和低产水稻土，全国各地的低洼湿土、山区水土流失严重的低产田等，这些中低产田面积很大，妨碍着农业生产的迅速提高，急需加以改良利用。

2-1　中低产田的形成原因

中低产田的低产原因包括自然环境因素和人为因素两个方面。前者是指坡地冲蚀，土层浅薄，有机质和矿质养分少，土壤质地过黏或过砂，土体构型不良，易涝或易旱，土壤盐化，过酸或过碱等。后者指不合理的利用，导致土壤生产率较低，具体表现在以下几个方面。

2-1-1　盲目开荒滥伐森林，造成水土流失，砂地扩大

地表生长的自然植被（如森林、草地）在改善气候，保护土壤方面起着极重要的作用。有些地方由于森林被破坏，造成水土流失。据统计我国每年因水土流失冲走的表土达50亿吨以上，相当于全国的耕地每年损失1 cm厚的表土。有些地方由于滥垦草原，使土壤遭受严重风蚀，砂化面积迅速增加。

2-1-2　灌水方法落后，灌溉系统不完善

过去大多用大水漫灌的方法浇地，不仅使土壤板结，物理性质变差，而且导致有限的水资源浪费。农田水利设施不配套，使大量农田得不到灌溉。有的地方只有灌水系统，没有排水系统，长期不合理的灌水以及有灌无排，自然会使地下水位抬高，易引起土壤次生盐渍化、沼泽化和潜育化，同时使土壤空气不足，温度低，养分转化慢，影响作物生长。

2-1-3　掠夺性经营,导致土壤肥力日益下降

由于单纯地追求产量,对耕地重用轻养,只用不养,有机肥施用量减少,化肥量逐渐增加,在多种指数增加的情况下,不注意种植绿肥和豆科作物,导致土壤有机质减少,土性发僵变硬,土壤肥力日益下降。

2-1-4　土壤污染,土地利用价值降低

土壤的污染源主要是工业的"三废"(废气、废水、废渣),其次是投入的农药、化肥等工业产品。这些物质进入土壤,不仅污染土壤,当被植物吸收后可进入植物体内,人畜食用被污染的植物产品也会受到危害,使土壤的利用价值大大降低。

2-2　我国北方主要中低产土壤的改良和利用

2-2-1　盐碱土的改良利用

盐碱土的特征及分布　盐碱土实际上包括盐化土壤与盐土、碱化土壤与碱土,其分类情况见表 6-9 和表 6-10。

表 6-9　华北平原盐渍土分类

盐渍化程度分类	表层土壤含盐量/(g·kg^{-1})	
	氯化物与硫酸盐	碳酸盐
非盐渍化土壤	<2	<1
轻度盐渍化土壤	2~3	1~2
中度盐渍化土壤	3~4	2~3
重度盐渍化土壤	4~8	3~5
盐　　土	>8	>5

表 6-10　碱 土 分 类

碱　土　分　类	碱化度/%
非碱化土壤	<5
弱碱化土壤	5~10
碱化土壤	10~15
弱碱化土壤	15~20
碱　　土	>20

我国盐碱土的面积约有 2700 万公顷,其中耕地约占 1000 万公顷左右,主要分布在华北、东北、西北的干旱、半干旱内陆地区和沿海地区。内陆盐碱土地区一般降雨量低、蒸发量大,矿物风化释放出来的盐分就积留在土壤中。另外由于地势低平,排水不畅,地下水位高,地下水的矿化度(每升水中所含有的可溶性盐分的克数)高,地下水通过土壤毛管上升到地表,盐分就逐渐积聚在土壤表层。

盐碱土的特点是"瘦、死、板、冷和渍"。"瘦"是指盐碱土的肥力水平较低;"死"指土壤中的微生物的数量极少;"板"指土壤板结、耕性和通透性较差;"冷"指土壤温度较低;"渍"则指土壤含盐碱量大。

盐碱对作物的危害 盐碱土的危害是多方面的。

影响作物吸收水分:由于土壤含盐量过多,土壤溶液浓度增大,土壤溶液的渗透压大于作物根细胞的渗透压,造成植物吸水困难,甚至发生反渗透现象,导致作物组织脱水死亡,即发生“生理干旱”。

影响土壤养分的转化和吸收:过量的盐碱抑制土壤微生物的活动,从而影响到土壤养分的转化,另一方面,由于土壤溶液浓度过高,导致植物吸水困难,溶解在水中的养分就不能正常被作物吸收,即发生“生理饥饿”。

对作物有毒害,腐蚀作用:Na^+ 吸收过多,可使蛋白质变性,Cl^- 吸收过多,则降低光合作用和影响淀粉的形成。另外含 Na_2CO_3 多的盐碱土,碱性强,对植物根、茎组织有腐蚀作用。

使土壤物理状态变坏:盐碱土含 Na^+ 多,使土粒分散,结构变坏,影响通透性,耕性变差,作物不能正常生长。

盐碱土的形成原因 各种盐碱土都是在一定的自然条件下形成的,其形成的实质主要是各种易溶性盐类在地面作水平方向与垂直方向的重新分配,从而使盐分在集盐地区的土壤表层逐渐积聚起来。影响盐碱土形成的主要因素有:

气候条件:在我国东北、西北、华北的干旱、半干旱地区,降水量小,蒸发量大,溶解在水中的盐分容易在土壤表层积聚。夏季雨水多而集中,大量可溶性盐随水渗到下层或流走,这就是“脱盐”季节;春季地表水分蒸发强烈,地下水中的盐分随毛管水上升而聚集在土壤表层,这是主要的“返盐”季节。东北、华北、半干旱地区的盐碱土有明显的“脱盐”“返盐”季节,而西北地区,由于降水量很少,土壤盐分的季节性变化不明显。

地理条件:地形部位高低对盐碱土的形成影响很大,地形高低直接影响地表水和地下水的运动,也就与盐分的移动和积聚有密切关系,从大地形看,水溶性盐随水从高处向低处移动,在低洼地带积聚。所以盐碱土主要分布在内陆盆地,山间洼地和平坦排水不畅的平原区,如松辽平原。从小地形(局部范围内)来看,土壤积盐情况与大地形正相反,盐分往往积聚在局部的小凸处。

土壤质地和地下水:质地粗细可影响土壤毛管水运动的速度与高度,一般来说,壤质土毛管水上升速度较快,高度也高,砂土和黏土积盐均慢些。地下水影响土壤盐碱的关键问题是地下水位的高低及地下水矿化度的大小,地下水位高,矿化度大,容易积盐。

河流和海水的影响:河流及渠道两旁的土地,因河水侧渗而使地下水位抬高,促使积盐。沿海地区因海水浸渍,可形成滨海盐碱土。

耕作管理的影响:有些地方浇水时大水漫灌,或低洼地区只灌不排,以致地下水位很快上升而积盐,使原来的好地变成了盐碱地,这个过程叫次生盐渍化。为防止次生盐渍化,水利设施要排灌配套,严禁大水漫灌,灌水后要及时耕锄。

盐碱土的改良和利用 盐碱土形成的根本原因在于水分状况不良,所以在改良初期,重点应放在改善土壤的水分状况上面。一般分几步进行,首先排盐、洗盐、降低土壤盐分含量;再种植耐盐碱的植物,培肥土壤;最后种植作物。具体的改良措施如下:

排水:许多盐碱土地下水位高,应采取各种措施降低地下水位。传统上采用修建明渠,目前有些地区采用竖井排水,暗管排水等技术。

灌溉洗盐:盐分一般都累积在表层土壤,通过灌溉将盐分淋洗到底层土壤,再从排水沟排出。

放淤改良:河水若泥沙多,通过放淤可以形成新的淡土层,又冲走了表层土壤的盐分。

种植水稻：水源充足的地区，可采用先泡田洗碱，再种植水稻，并适时换水，淋洗盐分。在水源不足的地区，可通过水旱轮作降低土壤的盐分含量。

培肥改良：土壤含盐量降低到一定程度时，应种耐盐植物，培肥地力。

平整土地：地面不平是形成盐斑的重要原因。平整土地有助于消除盐斑，还有利于提高灌溉质量，提高洗盐的效果。

化学改良：一般通过施用氯化钙、石膏和石灰石等含钙的物质，一来代换胶体上吸附的钠离子，二来使土壤颗粒团聚起来改善土壤结构。也可施用酸性物质来中和土壤碱性。

2-2-2　风沙土的改良利用

我国大面积风沙土分布在西北、华北北部和东北西部的干旱、半干旱地区，大河两岸及河流入海口附近的地区也有零星分布。我国的风沙土面积约 17.6 km^2，其中近百年形成的约占三分之一。专家预测，如果继续保持现有的土地利用方式，土壤沙漠化将以平均每年 3.5%的速度递增，如果考虑到西部大规模的开发可能引发的沙漠化，我国土壤沙漠化的形势是非常严峻的。

风沙土形成的原因　导致土壤沙漠化主要有两方面的因素，恶劣的自然条件是基础，人类不合理的利用是条件。风沙土地区一般干旱多风，植物生长缓慢，生态环境极其脆弱，恢复非常困难。植被一旦被破坏，裸露的地表非常容易遭受风蚀，本来很薄的表层土壤被风吹走，剩下的就是粉砂，植被再难以形成，土壤就变成了风沙土。草场过度放牧，导致植被破坏，成为沙漠；草场和林地不合理地开垦为农田，也造成土壤沙漠化，形成风沙土。

风沙土低产原因　土壤质地过砂。其中砂砾含量达 80%～90%，一般以细砂为主，砂层厚度不等，大片风沙土厚度可达几十米，河流两岸风沙土仅 1～2 m。

缺乏营养，保水保肥能力差：砂土含有机质和速效养分都少。因缺少有机质和黏粒，所以胶体物质很少，以至于保水保肥能力都很差，漏水漏肥。

易受风蚀：所谓风蚀是指三级以上的风能把细砂吹走成为砂流，并顺风移动。其危害是轻者吹走或掩埋种子、幼苗或打伤茎叶，重者埋没农田和村庄。

风沙土的改良利用措施　防治土壤沙漠化必须坚持以防为主，治理为辅，因地制宜的原则。具体的措施有：

防止风蚀：这是风沙土稳定的前提。植树造林、发展果树、播种多年生绿肥如紫穗槐、沙打旺等，是固定风沙土，改良风沙土的根本措施，改良土壤，包括平整土地、客土掺黏、轮作牧草绿肥、增施有机肥料，草炭改良等。

合理利用：主要包括选择适宜的品种，如抗风沙、耐旱，耐贫瘠的作物；适时播种；合理耕作，垄向应与风向垂直，耕后不宜耙得太细，也不镇压，即可减轻风蚀，又利于保墒。

2-2-3　山区低产田的改良利用

我国各地的山区、半山区由于土壤遭受强烈侵蚀、冲刷以致土层厚、石子多、自然植被少、地力贫瘠、作物产量低。但如果能合理利用，综合治理，发展多种经营，也能迅速改良土质，改善土壤肥力状况，大幅度提高作物产量。

山区低产田的低产原因　大部分山区低产田的主要问题是旱、薄、砂、蚀。所谓旱，是指土壤质地粗、有机质缺乏、保水能力差、不耐旱；薄是指土层浅薄；砂是指土壤砂、石多，质地粗；蚀是指坡地土壤易遭受水流侵蚀，引起水土流失。其中加强水土保持是改良山区低产土壤的根本措施。

山区低产田的改良利用措施　农林牧业合理安排。山区低产田的主要问题是土壤遭受侵

蚀，其主要原因是自然植被稀少和人类不合理的耕作方法，所以山区应注意农林牧合理安排，山间平原或盆地可发展农业，坡地、瘠薄地发展林，结合种草发展牧业，不宜耕作的山坡，禁止毁林开荒要封山育林，加速山区绿化。

建设高标准水平梯田。修建水平梯田是治理山区耕地、防止水土流失、建设山区高产稳产农田的根本措施。水平梯田适于在＜25°的山坡。在25°以上的地方，原则上应该造林、种草、发展林牧业，已经耕种的应退耕还林。

修隔坡梯田和鱼鳞坑。所谓隔坡梯田，就是在坡地上修一条梯田，间隔一条坡地，再修一条梯田。这样形成水平梯田与坡地间隔修筑，可以省工、省时间，解决劳力不足的问题。鱼鳞坑是山区坡地不易修成水平梯田时所采用的有效改土方式。一般在山区造林、栽果树时使用较多。所谓鱼鳞坑就是在坡地上按照每棵果树或树木的占地面积大小修成半圆形台地或修筑小型石坝，从整片地面观看如同鱼鳞状，故叫鱼鳞坑。它具有修筑时省时省工，并且保水、保土、保肥等优点。

横坡等高种植。在缓坡地区，如无力修筑梯田，则可采取横坡沿等高线耕作，也可减轻冲蚀。切不可顺坡种植，因顺坡耕种可加速水土流失。

此外，山区低产土壤也应结合改良质地，增施有机肥来提高土壤肥力。

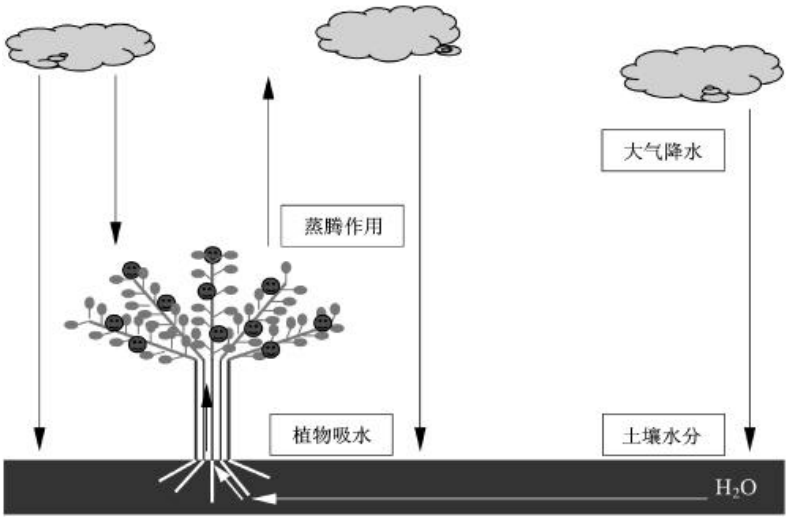
复习思考题

1　高产稳产田的指标有哪些？
2　说明山区进行农、林、牧综合治理的意义。
3　盐碱土的低产原因及改良主要措施。
4　风沙土的低产原因及防治措施。
5　解释下列农谚“茬口倒顺，强似上粪”的科学道理。

本章小结

土壤由固、液、气三相物质构成，土壤固相物质包括矿物质和有机质及土壤中各种生物。矿物质构成土壤的骨架，以颗粒的形式存在，不同粒级的组合构成了不同的质地。有机质的主要组成是腐殖质，它对土壤的理化性质起着重要作用。增加土壤有机质含量是培肥改土、提高土壤生产力的重要措施。土壤微生物是土壤生物的主要部分，是土壤有机物转化的动力。土壤孔性随土壤质地、结构、农业耕作措施及有机质含量的变化而变化。土壤颗粒相互不同的结合方式就形成了大小、形状及功能等都不同的土壤结构体，其中最理想的结构体是团粒结构，农业耕作措施、干湿交替、冻融及施有机肥料和结构改良剂均可促进团粒结构的形成。土壤酸度分为活性酸和潜在酸，土壤酸碱度的高低直接影响到土壤养分的转化、存在形态及有效性，也与微生物及植物生长发育密切相关。农业上一般可通过施用石灰调节土壤酸度。我国北方面积较大的中低产土壤有薄层土壤、盐碱土和风沙土等。这些土壤所处地区都非常困难，改良利用这些土壤对于国民经济具有战略意义。各种土壤的改良利用措施不尽相同，因而要因地制宜。

第七章　植物生长与水分



目的要求：了解植物体内水分的存在状态和生理机能，依据水势的特点掌握植物的吸水动力和吸水过程、气孔运动规律、蒸腾作用的特点及在生产上的调控应用。学习土壤和大气中水分的存在状态和运动变化规律，掌握作物的需水规律及生产上的保障措施。

学习要点：植物含水量，束缚水，自由水，水的生理功能。水势，水分的吸收，植物吸水的动力，蒸腾作用，气孔运动。土壤水，土壤含水量，土壤水的有效性，土壤水的调节。大气湿度，露霜雾云，大气降水，植物需水量，植物需水规律。

技能培训：植物组织水势测定，植物蒸腾强度测定，土壤田间持水量测定。

生命起源于水，没有水便没有生命。在植物的生活过程中，植物不断地从周围环境中吸收水分，以满足其正常生命活动的需要；同时，又将体内的水分不断地散失到环境当中去，维持植物体内的水分平衡。植物对水分的吸收、水分在植物体内的运输以及植物的水分散失就构成了植物的水分代谢。土壤中的水分是植物吸水的主要来源，植物体内的水分通过蒸腾作用散失到空气中，与由江河湖泊蒸发的水分共同组成大气中的水分，大气中水分饱和后便以雨、露、霜、雹和雾等形式降落地下，重新形成土壤水。土壤、植物和大气共同完成自然界中水的循环。

第一节　水分在植物生命活动中的作用

水是生命的摇篮，植物的一切生命活动必须在细胞水分充足的情况下才能进行。农业生产上，水是决定收成有无的重要因素之一，“有收无收在于水”，保持植物体内的水分平衡是提高作物产量和改善产品质量的重要前提。

1 植物含水量

植物体中都含有水分，但各部分的含水量并不是均一的和恒定不变的，主要与植物的种类、器官及组织本身的特性和环境条件有关。生长活跃和代谢旺盛的植物和细胞（根尖、嫩梢、幼苗绿叶）的含水量高，一般为60%～90%；树干内存在着大量的死细胞，其含水量就较低，为40%～50%；风干种子的含水量在12%～14%乃至低于10%，故其生命活动十分微弱。植物含水量高、生命活动旺盛的部位，也是植物最脆弱的部位，生产上一定要注意保护。

2 植物体内水分的存在状态

在植物细胞中，水通常以两种状态存在。靠近原生质胶体颗粒而被胶粒紧密吸附的水分子称束缚水；远离原生质胶粒，吸附不紧能自由流动的水分子称自由水（图7－1）。束缚水决定植物的抗性能力，束缚水越多，原生质黏性越大，植物代谢活动越弱，低微的代谢活动使植物渡过不良的外界条件，束缚水含量高，植物的抗寒抗旱能力较强。自由水决定着植物的光合、呼吸和生长等代谢活动，自由水含量越高，原生质黏性越小，新陈代谢越旺盛。

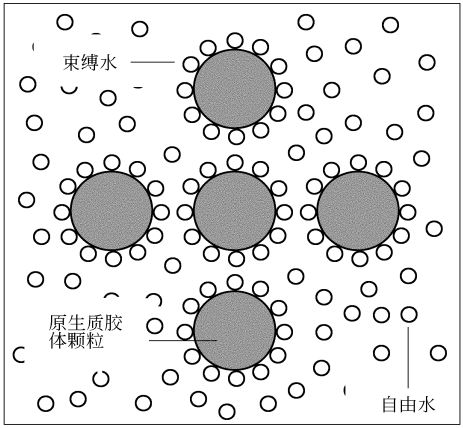


图7－1　自由水与束缚水

3 水的生理作用

3－1　水是原生质的组成成分

蛋白质、核酸和糖类物质都含有许多的亲水集团，吸附着大量的水分子，原生质的含水量一般在70%～90%，使原生质呈溶胶状态，保证旺盛的代谢活动正常进行。随细胞含水量减少，原生质胶体由溶胶状态向凝胶状态转变，生命活动也将大为减弱，休眠种子就处于这种状态。如果细胞失水过多，可能引起原生质胶体严重破坏而导致细胞死亡。

3-2　水是生命活动的介质和参与者

水是生物体内最重要的介质,也是代谢作用的反应物,一切生化反应必须在水溶液的状态下才能顺利进行。光合作用、呼吸作用、有机物转化和运输和一些合成及分解的生理过程中,水分作为反应物直接参与生化反应的进行。

3-3　水是物质吸收和运输的工具

植物利用根系从土壤中吸收植物生长需要的水分和营养物质,但植物不能直接吸收固态的无机物和有机物,这些物质只有溶解在水中,通过水流的移动才能被吸收。各种物质在植物体内的运输,也要以水溶液的形式进行。

3-4　水是植物固有形态的保持者

细胞和组织内存在一定量的水分,使细胞维持一定的紧张度,保持了植物的固有形态,使枝叶以一定的排列挺立于空间,便于充分接收光照和交换气体,也利于开花和传粉。若植物含水量不足,便会出现萎蔫现象,也影响了正常的生理活动。

3-5　水是恒定植物体温的缓冲剂

水具有特殊的物理和化学性质,给植物的生命活动带来各种有利条件。水的汽化热大,借助于水分蒸腾而大量散热以调节植物体温;水的比热容大,温度上升1℃需要吸收较多的热量,含水量很高的植物体,体温比较恒定;水的表面张力高有利于物质的吸收和运输;水分子表现明显的极性,决定多数化合物的水合现象,并使原生质胶体性质得到稳定。

> 动脑筋
> 炎热的夏季站在树阴下为什么会感到很凉爽?

复习思考题

1　根据你所认识和了解的,简要说明自然界水循环的过程。

2　植物体内水是以什么状态存在的?水分的存在状态与植物的生理机能和生活状况有什么关联?

3　简要说明水分在植物生命活动中的作用。

第二节　植物对水分的吸收

植物生长需要的水分主要靠土壤提供,植物主要通过根从土壤中吸收所需要的水分。植物的基本结构和功能单位是细胞,所有的生命活动都是通过细胞、以细胞为单位完成的。要了解植物对土壤中水分的吸收,首先要清楚植物细胞是如何吸水的。

1 植物的吸水器官

在植物生长的周围环境中,只有土壤中含有充分而比较稳定的水分。尽管植物的地上部分叶片也能吸水,但除了下雨外,叶片常接触的只是温度很低的干燥的大气,很难有效地吸到水,所以高等植物吸水的主要器官是根系。作物需要的水分主要是通过根系吸收的,根系主要的吸水部位是根毛区(图7-2)。农业生产上经常采取有效措施,促进根系生长,多发新根,增加根毛区面积,以利于植物对水分的吸收,是提高作物产量的有效措施。

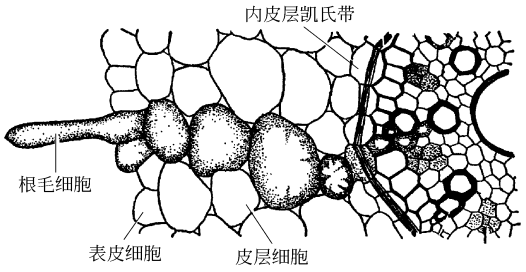


图7-2　根系吸水部位(根毛区)

2 植物吸水的原理

细胞是植物体结构和功能的基本单位,植物吸水也是通过细胞来完成的。细胞有三种吸水方式,未形成液泡的细胞靠吸胀作用吸水,形成液泡的细胞靠渗透作用吸水,特殊的情况下植物还能消耗能量进行代谢性吸水。成熟细胞吸水的主要方式是渗透吸水,吸水能力取决于细胞内外的能量差(水势差)。

2-1　水势

植物吸水实质上是一个水分移动的过程,水分子含有能量,由于能量的驱使水分子才能移动(做功)。水分子含有的能量包括束缚能和自由能两部分,自由能是水分子用于做功的能量。当水中溶有物质成为溶液时,由于溶质分子与水分子之间的分子引力和碰撞作用,使水的自由能降低。相同温度下一个水系统中1 mol体积的水和1 mol体积的纯水之间的自由能差称为水势。规定纯水的水势为零,细胞中的水都含有一定的物质,其水势都为负值。溶液中溶质含量愈高,溶液浓度愈大,溶液水势愈低。水势的高低决定着水的流动方向,植物细胞和组织中,水由水势高流向水势低的区域。

2-2　细胞吸水

2-2-1　渗透作用

自然界中,物质由于分子运动的结果,都有从浓度高的区域向浓度低的区域移动的趋势,这种现象称为扩散作用。蔗糖溶解在水中形成均匀的蔗糖溶液,生产上各种药液的配制,都是物质分子扩散作用的结果。半透膜是一种能让水分子自由通过,而对其他物质分子具有选择透性的特殊的膜,种子表皮、羊皮纸和动物的膀胱膜都具备半透膜的特性。把半透膜包在一个长颈漏斗的口上,漏斗内装进一定量的蔗糖溶液,然后将漏斗倒置于一个盛有蒸馏水的大烧杯中,使漏斗内的蔗糖液面与烧杯内蒸馏水的液面保持同一水平面,这就形成一个渗透系统(图7-3)。由于水分子可通过

半透膜自由运动，而蔗糖分子不能通过半透膜，漏斗内蔗糖溶液的水势低于烧杯中蒸馏水的水势，烧杯中的水分子就会通过半透膜向漏斗中扩散，伴随漏斗中水量的不断增加，漏斗内的液面不断上升。这种水分子通过半透膜由水势高向水势低的区域移动的现象叫渗透作用。当漏斗内、外溶液水势达到平衡（相等）时，漏斗内液面便不再上升。

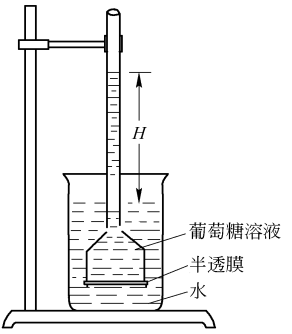


图 7–3　渗透系统示意图

2–2–2　细胞吸水

植物细胞膜亦称单位膜，它具有选择透性，水分子可以自由通过，其他物质选择通过，是典型的半透膜。植物细胞中，细胞膜、液泡膜和其中间的原生质三者全可当作半透膜看待，液泡内的液体具有一定的浓度，表现一定的水势，当细胞内外溶液由于溶质含量多少不同而出现水势差时，便会出现细胞吸水或失水的现象。把细胞浸在高浓度的溶液（蔗糖溶液）中，外界溶液的水势低于细胞的水势，细胞内水分外流，原生质失水收缩，最终与细胞壁分开，由于细胞失水而使原生质与细胞壁分离的现象称质壁分离。如果把发生了质壁分离的细胞移入低浓度溶液或清水中，外界水势高于细胞水势，原生质吸水膨胀，最终恢复到与细胞壁相接触的状态，称质壁分离复原（图 7–4）。以上事实说明植物细胞是一个渗透系统，植物细胞就是通过渗透作用来吸收水分的。

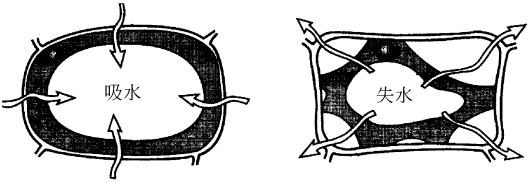


图 7–4　质壁分离和质壁分离复原

2–3　植物吸水

根是植物吸水的主要器官，由于根的生理活动使得根毛细胞吸收养分，细胞液浓度增大，细胞水势减小低于土壤溶液水势，根毛细胞吸水并集中于根部导管，水分的不断增多就造成了一种沿导管上升的力量，称为根压。根压的形成导致水分不断地向上输送，根部也在不断地吸水。将植物的茎从靠近地面的部位切断，切口不久就会流出汁液，这种现象称为伤流，流出的汁液称伤流液。在空气温度较大而又无风的早晨，一些植物的叶尖和叶缘也会排出水珠，这种现象称为吐水，也是植物根部产生根压的缘故（图 7–5）。植物以根压作为吸水动力进行的吸水方式称为主动吸水。

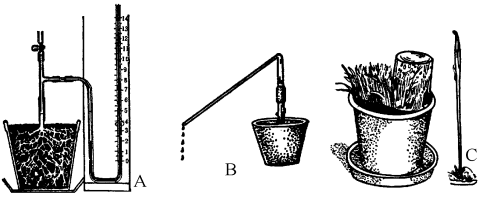


图 7–5　植物主动吸水的动力

A—根压现象；B—伤流现象；C—吐水现象

植物幼苗时期主要靠主动吸水，植株长成后，主动吸水已不能满足生长的需求，这时的植物主要靠的是被动吸水。叶片的功能之一是进行蒸腾作用，通过蒸腾作用植物体内的水分经叶片向空气中散失。蒸腾作用时，叶肉细胞失水而水势降低便向叶脉的导管吸水，叶脉的导管连接茎和根的导管，它们都是中空的死细胞，水分在其中形成一个连续的水柱，由于叶肉细胞向导管吸水，水分便不断沿导管上升，这种吸水力量一直传递到根，使根部细胞内水分不足，水势降低，根细胞就从周围环境中吸收水分，这种吸水方式称被动吸水。由于蒸腾作用而产生的促使植物根系吸水的力量称蒸腾拉力。

动脑筋
为什么作物移栽和蔬菜定植会出现“缓苗”现象？

3　影响根系吸水的条件

植物主要通过根系从土壤当中吸收水分，一切影响根系生活力和细胞生理活性的因素都会对植物的吸水过程发生作用。

3-1　土壤温度

一般来说，在适宜的温度范围内，随着土壤温度的提高，根系吸水也加快，反之吸水减缓。温度过低，水的黏滞性增加，扩散速度减慢 原生质黏性加大，透性减小，根生理活动减弱，主动吸水受到制约。温度过高时，植物新陈代谢的协调性遭到破坏，阻碍了正常的生长和呼吸，使根系对水分的吸收受到限制。不同的植物吸水的最适温度不同。

3-2　土壤通气状况

土壤中氧气的含量对植物吸水非常重要，土壤中缺乏氧气，根呼吸减弱，时间过长会引起无氧呼吸，产生毒害作用，影响植物吸水。旱地作物中耕除草，就是为了改善土壤通气条件，促进根系的生理活动与生长，增加根系吸水与吸肥能力。

3-3　土壤水分

土壤中的水分不是纯水，其中溶解着不少的矿质盐类，是一个混合溶液，如果土壤溶液浓度过大，其水势低于根细胞的水势，植物不但不能吸水，还会发生植物体内水分向土壤中“倒流”的现象，植株因体内水分缺乏而变黄，这就是生产上因施肥过量引起“烧苗”的主要原因。土壤不缺水，由于温度过低或土壤溶液浓度过高，土壤溶液水势低于细胞水势，造成根系吸水困难而引起的干旱称生理干旱。

复习思考题

1　什么是水势？说明水势在植物体内水分移动中的作用。
2　什么叫质壁分离和质壁分离复原？细胞是怎样吸水的？
3　简要说明植物吸水的动力及特点。
4　生产上，给作物施肥后马上要灌一次透水，为什么？
5　“铲地不铲草，铲草铲不了”，如何理解这句话？

第三节　水分的散失——蒸腾作用

植物正常的生命活动，通过根系不断地从土壤中吸收水分，除直接参与代谢作用之外，大量的水分通过植物的地上部分散失到空中，从而牵动植物体内水的流动，完成物质运输和营养分配的过程。

1 蒸腾作用

水分从植物地上部分以水蒸气状态向外界散失的过程称蒸腾作用（图7-6）。植物从土壤中吸收的水分用作植物组成成分的不到1%，绝大部分是通过蒸腾作用散失到环境中。植物通过蒸腾作用产生蒸腾拉力，加强根系的水分吸收；由于蒸腾作用导致植物体内水分流动，促进植物体内的物质运输；水分由液体转化为气体散失到空气当中，带走大量的热量，维持叶面温度的恒定。蒸腾作用的主要部位是气孔（气孔蒸腾）、角质层（角质蒸腾）和皮孔（皮孔蒸腾）。说明蒸腾作用快慢的生理指标是蒸腾强度，用在一定时间内单位叶面积散失的水量来表示（克／（平方米·小时），g／（m^2·h））。植物积累1 g干物质所消耗水分的克数称需水量（蒸腾系数），根据需水量可以计算出作物灌溉的用水量。

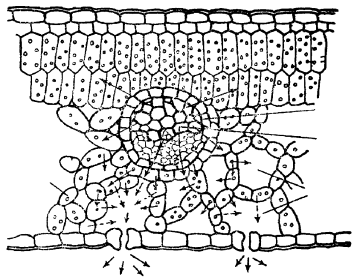


图7-6　植物通过气孔蒸腾

2 小孔扩散

蒸腾作用的主要方式是气孔蒸腾，在植物叶片表面特别是叶缘部位分布着大量的气孔，但气孔很小，所有气孔所占的面积不到叶片面积的1%。虽然气孔所占的面积很小，但通过气孔散失的水量却占整个蒸腾作用的90%以上，这是由于小孔扩散的缘故。

试验证明，气体通过小孔的扩散速率不与小孔的面积成比例，而与小孔的周长成比例，小孔越小，单位面积上散失的水分就越多。这是因为气体通过小孔形成一个半月形的扩散层，在扩散层的中央部分水分子互相碰撞，阻力大，扩散速度慢；而在边缘上的水分子密度小，蒸汽层薄，扩散阻力小，边缘的水分子从侧面逸出，扩散速度快。扩散层边缘的水分子的扩散速度比中央快的现象称边缘效应。大面积的自由水面或大孔通过的水蒸气分子大部分由中央面上扩散，边缘只占小部分，所以蒸发速度与面积成正比。孔的面积逐渐减小，边缘部分对中央部分的比例逐渐加大，当孔的面积减少到边缘效应占主要位置时，蒸发速度便不与面积成正比，而与边缘长度成正比（图7-7），由于气孔微小（μm^2），正符合小孔扩散的原理，因而水蒸气通过气孔的蒸腾速率比同面积的自由水面要大得多。

图 7-7　小孔扩散规律

A—小孔分布很稀，通过小孔蒸发的全部水分比自由表面少；B—小孔分布很密，通过一个小孔扩散出来的水分子会干扰从另一个小孔出来的水分子；C—小孔分布密度适当，总蒸发量接近于自由表面；D—水分通过自由表面的蒸发

3　气孔运动的机制

气孔运动表现于气孔开闭，气孔由两个保卫细胞组成，保卫细胞近孔口一边的细胞壁较厚，而近表皮一边的细胞壁较薄，当保卫细胞吸水膨胀，体积增大时，靠近表皮细胞一边的细胞壁膨胀程度大于靠近孔口较厚的一边，使保卫细胞向外弯曲，气孔便张开；相反，在保卫细胞失水，体积缩小时，保卫细胞伸直，气孔便关闭。

保卫细胞含有叶绿体，能够进行光合作用。白天，保卫细胞光合作用吸收 CO_2，使细胞内 CO_2 浓度降低，细胞溶液 pH 升高（>7），淀粉磷酸化酶催化淀粉转化为葡萄糖溶于细胞液中，细胞液浓度增大，水势降低，保卫细胞吸水膨胀，气孔张开；夜间，光合作用停止，呼吸作用正常进行，呼吸作用释放 CO_2 使细胞内 CO_2 浓度升高，细胞液 pH 降低（<5），淀粉磷酸化酶催化葡萄糖转化为淀粉析出细胞液，细胞液浓度减小，水势升高，保卫细胞失水收缩，气孔关闭（图 7-8）。

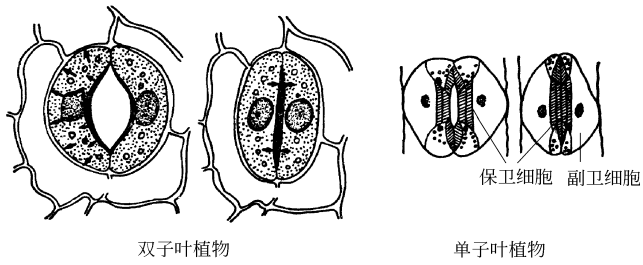


图 7-8　气孔开闭规律

4　影响蒸腾作用的因素

蒸腾作用是植物体内水分通过植株表面向大气中散失的过程，一切影响水汽扩散的因素都会对蒸腾作用的快慢产生影响。

4-1　光照

光照可以提高植物的蒸腾作用。光照使叶温提高，加速叶肉水分蒸发，提高叶肉细胞间隙和

气孔下腔的蒸汽压 光照使大气温度上升而相对湿度下降，增大了叶内外的蒸汽压差和叶片与大气的温差 光照使气孔开放，减少蒸腾的阻抗 (图 7-9) 。

4-2　大气湿度

大气相对湿度愈大，叶内外蒸汽压差愈小，蒸腾强度就愈弱。正常叶片气孔下腔的相对湿度在 91% 左右，当大气相对湿度在 40%～48% 时，蒸腾作用即能顺利进行。天气干旱，由于叶内外蒸汽压差增大，蒸腾作用加强。

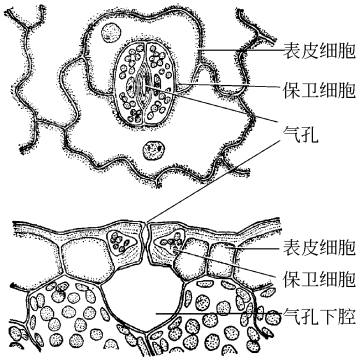


图 7-9　气孔结构模式图 (双)

4-3　温度

当土壤温度升高时，有利于根系吸水，促进蒸腾作用的进行。当气温升高时，增加了水的自由能，水分子扩散速度加快，植物蒸腾速率加速。因此，在一定范围内温度升高，蒸腾作用加强。

4-4　风

微风促进蒸腾，因为风能将气孔外边的水蒸汽吹散，补充一些相对湿度较低的水蒸气，叶内外扩散阻力减小，蒸腾作用加强。强风引起气孔关闭，叶片温度下降，反而使蒸腾作用减弱。

蒸腾作用受许多环境因子综合影响。作物一天的变化情况是：清晨日出后，温度升高，大气湿度下降，蒸腾作用随之增强，一般在下午 2 时前后达到高峰，2 时以后由于光照逐渐减弱，植物体内水分减少，气孔逐渐关闭，蒸腾作用随之下降，日落后蒸腾作用降到最低点。

5　水分的传导

植物体内水分的传导途径可分为两部分：一为短距离运输部分，包括从根毛到导管一段及叶脉到叶肉细胞的一段，水分通过活细胞传导，主要传导方式是渗透作用；二为长距离运输部分，包括从根导管经茎、枝到叶脉的全部导管传导系统，水分通过导管和管胞主要以液流的方式进行。水分传导的动力是根压和蒸腾拉力，植物体内水分的传导速度一般为 0.2～2.0 m/h。

植物体内水分的传导途径可简单表示如下：

叶脉导管　叶肉细胞　细胞间隙　气孔下腔　气孔

茎导管　　空气

根导管　根皮层　根毛　土壤

复习思考题

1　什么叫蒸腾作用？说明植物蒸腾作用的部位和效率。
2　什么叫小孔扩散律？说明气孔高效蒸腾的原因。
3　简要说明气孔运动的特点。
4　哪些因素影响气孔的蒸腾效率？是如何影响的？

第四节　土壤水分

土壤由矿物质、有机质、水分、气体和土壤微生物组成，水分作为土壤的重要组成部分，参与土壤中不断进行的各种物质和能量的转化。水分的形态、数量和能量决定着物质和能量的转化强度，进一步影响着植物吸水和土壤对植物的营养和水分供应。土壤的水分状况导致土壤的肥力差异，土壤水分是土壤肥力因素中不可分割的组成部分。“有收无收在于水，多收少收在于肥”，生产上对土壤水分的调节和控制，针对地区气候和水资源状况调节土壤的水分含量与状态，增加土壤有效水含量，是农业增产增收的重要措施之一。

1　土壤水的类型

土壤水的主要来源是降水、灌溉和地下水补给。土壤中水的形态有固态、液态和气态三种。作物直接吸收利用的是液态水。按水的一般物理状态及水分在土壤中所受作用力的不同，将土壤水基本划分为吸湿水、膜状水、毛管水和重力水四种类型。

1–1　吸湿水

土粒依据分子引力和静电引力，从土壤空气中吸收的气态水称为吸湿水。吸湿水是最靠近土粒表面的一层水膜（图 7–10）。

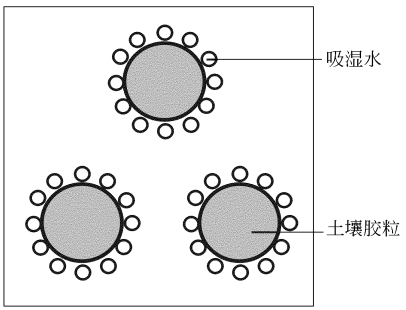


图 7–10　土壤吸湿水形成模式图

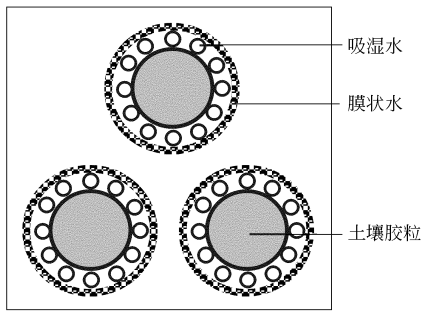


图 7–11　土壤膜状水形成模式图

土壤吸湿水量的大小，主要取决于土粒比表面积和空气相对湿度。土壤质地越细，有机质含

量越多，吸湿性水量越大。空气相对湿度愈大，吸湿水量越多。在水汽饱和的空气中，土壤吸湿水可达最大值。此时土壤含水率，称为吸湿系数或最大吸湿量。

土壤吸湿水受到的土粒吸附力很大，一般在 30×10^5～10000×10^5 Pa，远远大于植物的渗透压（平均为 15×10^5 Pa），故这部分水植物不能吸收利用，实际上属于无效水。吸湿水平均 1.5 g/cm³，带有固体性质，不能移动，无溶解力，只有在 100～150 ℃的温度下进行长时间烘烤，才能使吸湿水与土粒分开，扩散逸出。

1-2　膜状水

土壤含水量达到吸湿系数以后，土粒剩余的分子引力和静电引力吸附的液态水膜，叫膜状水（图 7-1）。当膜状水达到最大量时的土壤含水量叫做最大分子持水量。显然，它是吸湿水和膜状水的总和。

土壤膜状水受到土粒吸持力范围为 6.3×10^5～3.1×10^5 Pa。当作物根系无力从土壤中吸收水分并开始发生永久性萎蔫时的土壤含水百分数称作萎蔫系数（凋萎系数），萎蔫系数常因土壤质地和作物种类不同而发生变化（表 7-1）。

表 7-1　作物和土壤质地与萎蔫系数的关系

	粗砂土	细砂土	砂壤土	壤土	黏壤土
玉米	1.07	3.1	6.5	9.9	15.5
小麦	0.88	3.3	6.3	10.3	14.5
水稻	0.96	2.7	5.6	10.1	13.0
高粱	0.94	1.6	5.9	10.0	14.4
豌豆	1.02	3.3	6.9	12.4	16.6
番茄	1.11	3.3	6.9	11.7	15.3

落叶果树一般在土壤含水量 5%～12%时，叶片凋萎（葡萄 5%、苹果、桃 7%、梨 9%、柿 12%）。萎蔫系数一般比膜状水最大量低 2%～3%，每种作物的萎蔫系数通过实测确定，一般情况下是个常数。

膜状水的含量也决定于土粒总表面积和土壤溶液的浓度。土壤质地越细，有机质含量越高，膜状水含量就愈高。溶液浓度增加，渗透压增大，土壤膜状水含量减少。

1-3　毛管水

土壤水分超过最大分子持水量时，依靠毛管力保持在毛管孔隙（孔径 0.002～0.2 mm）中的液态水，称为毛管水（图 7-1）。毛管水所受吸力在 6.3×10^5～0.1×10^5 Pa 之间，小于作物根系的渗透压，所以植物可以吸收，同时毛管水依靠毛管力可以上、下、左、右移动。一般是由吸力弱的粗毛管向细毛管移动，同种质地，由水多的地方向水少的地方移动。根据地下水与土壤毛管是否相连，可将毛管水分为毛管上升水与毛管悬着水。

1-3-1　毛管上升水

地下水沿毛管上升并被毛管保持在土壤中的水分叫毛管上升水。土壤中毛管上升水达到最大量时的土壤水分含量称为毛管持水量。它是吸湿水、膜状水和毛管上升水的总和。

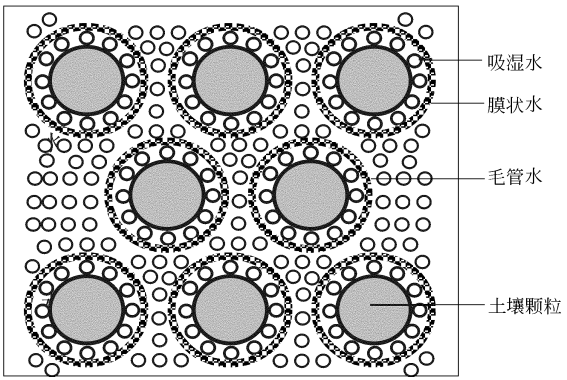


图 7-12　土壤吸湿水、膜状水、毛管水形成模式图

毛管上升水的高度与毛管半径有密切的关系。假设毛管半径为 r，则毛管上升水的上升高度为 h，则 $h=0.15/r$(cm)。毛管半径愈小，即土壤质地越细，上升高度愈大。但在土壤中实际的上升高度，以粉砂质轻壤土的毛管水上升高度为最大，最高达 3 m 左右，砂土孔径大，水分上升较低。黏质土由于孔径过于细小，孔径内主要为吸湿水和膜状水所占据，阻碍了毛管水运动，上升高度反而较低，见表 7-2。

表 7-2　不同土壤毛管水上升高度

质　地	高　度/m
砂　土	0.5～1.0
砂壤、轻壤	1.5
粉砂轻壤土	2.0～3.0
中、重壤土	1.2～2.0
轻　黏　土	0.8～1.0

毛管持水量时的土壤水吸力相当于 0.08×10^5 Pa。在水质较好，地下水位深浅适宜时，毛管上升水可达根系分布层，供作物充分吸收利用。一般地下水位在 2～3 m 时，可补充 50%～60% 的植物所需水分。如果地下水位过浅而且矿化度高，则易引起湿害和盐害。我们把蒸发强烈季节，能引起地表面积盐达到的有害程度的最低地下水位叫临界水位（深度）。它因质地而不同，一般多在 1.5～2 m 左右。砂土最小，壤土最大，黏土居中。水利工程设计时，排水沟最浅的深度要以地下水深度为基础，再加 0.5 m 的安全超高为好。

1-3-2　毛管悬着水

地下水位深时，在降雨或灌溉后，借毛管力吸持在毛管孔隙里的水分叫毛管悬着水。毛管悬着水达到最大量时的土壤含水量叫做田间持水量，此时土壤吸持水分的力约 0.1×10^5～0.5×10^5 Pa，一般取平均值 0.3×10^5 Pa。田间持水量是吸湿水、膜状水和毛管悬着水的总和，对某一土壤来说，田间持水量近似一个常数。田间持水量可以用来计算毛管孔隙度，也可作为土壤有效水的上限，作为计算旱田灌水定额的依据。

毛管孔隙度(%)＝田间持水量×容重

毛管悬着水因作物吸收、土壤蒸发等原因，水分含量减少到一定程度时，粗毛管悬着水的连续状态断裂，但细毛管孔隙中的水分仍是连续状态，此时的土壤含水量称为毛管断裂含水量，壤土的毛管断裂含水量约占田间持水量的70%～65%。

1-4　重力水

当进入土壤的水分超过田间持水量后，多余的水因重力作用，沿大孔隙向下流失，这部分水叫重力水。

旱田土壤若在50 cm以上深处出现黏土层，在降雨量大时可出现内涝，引起土壤缺氮、通气不良、产生还原物质，对根系发育不利，同时多余的重力水向下运动时还带走土壤养分，所以对旱作来说，重力水一般是多余的。而水田被犁底层或透水性差的土层阻滞的重力水对作物生长是有效的水。

土壤重力水达到饱和，即土壤全部孔隙都充满水时的土壤含水量叫土壤全持水量（又叫饱和持水量），它是吸湿水、膜状水、毛管水和重力水的总和。一般用于稻田淹灌和测田间持水量时的灌水定额的计算。

2　土壤含水量的表示方法及其有效性

2-1　土壤含水量的表示方法

土壤含水量的表示方法，一般可有以下四种。

2-1-1　重量百分数

指水重占干土重的百分数，以水重（%）表示，这是一种最基本、最常用的表示方法。计算时以105～110 ℃下烘干土重来计算。

$$\text{水重}(\%)=\frac{\text{水重}}{\text{烘干重}}\times 100\%$$

2-1-2　容积百分数

指土壤水的容积占土壤容积的百分数，以水容（%）表示，它可表明土壤水填充土壤孔隙的程度以及水分与空气在土壤孔隙中所占容积的比例。

$$\text{水容}(\%)=\frac{\text{水分体积}}{\text{土壤体积}}\times 100\%=\text{水重}(\%)\times\text{容重}$$

2-1-3　相对含水量

在生产上常以土壤自然含水量占该土壤田间持水量的百分数作为相对含水量来表示土壤水分多少。即：

$$\text{相对含水量}(\%)=\frac{\text{土壤自然含水量}}{\text{土壤田间持水量}}\times 100\%$$

通常作物生长旺期适宜的湿度（相对含水量）为60%～80%。

2-1-4 土壤水贮量

是指一定厚度的土层内土壤水厚度的毫米数表示。用水贮量表示水分多少,就可以与气象资料的降雨量、作物耗水量加以比较,以便确定灌溉水量。

水层厚度(mm)=土层厚度(mm)×容重×水重(%)=土层厚度(mm)×水容(%)

农田灌溉时,灌水量常以每亩(1亩=667 m²)若干方(m³)或吨表示,其计算式如下:

灌水定额(吨/亩)=(田间持水量-自然含水量)×容重×667×土层厚度(m)

若把水层厚度(mm)折算成t/亩或m³/亩,可按下式计算:

含水量(t/亩)=2/3×水层厚度(mm)

2-2 土壤水分对作物的有效性

如前所述,各种类型的土壤水对作物来说并不是同等有效的。一般萎蔫系数作为旱地土壤有效水的下限,把田间持水量作为有效水的上限,两者之差即为有效水的最大含量。

土壤最大有效水量(%)=田间持水量(%)-萎蔫系数(%)
土壤实际有效水量(%)=土壤实际含水量(%)-萎蔫系数(%)

土壤质地对萎蔫系数和田间持水量均有显著的影响,从而也必将影响到土壤最大有效水含量。见表7-3所示。

表7-3 土壤质地与有效水最大含量的关系

	粗砂土	面砂土	砂壤土	轻壤土	中壤土	重壤土	黏土
田间持水量/%	6	12	18	22	24	26	30
萎蔫系数/%	3	3	5	6	9	11	17
有效水最大含量/%	3	9	13	16	15	15	13

还应当指出,从田间持水量到萎蔫系数这段范围内的水分,对作物来说并不是等效的。大致可以分为三段。

速效水阶段 从田间持水量到毛管断裂含水量(相对湿度约为70%)为速效水阶段。在这个阶段内,由于土壤粗毛管孔隙中的水分连通,移动迅速,可及时地向作物根系输水。有人称之为"水就根"阶段。

缓效水阶段 从毛管断裂含水量至田间持水量的45%左右为缓效水阶段。此时粗毛管中的水分因数量不足已被截断,移动速度减缓不能自动地向根系输水。只有当根与之接触时,才能被吸收利用。由于水分供应不足,一般作物的生长将受到抑制。但有利于大田作物的蹲苗,称之为"根就水"阶段(根系向有水的土方伸展)。

迟效水阶段 土壤水分从田间持水量的45%左右至萎蔫系数为迟效水阶段。此时土壤水分基本上为膜状水,移动缓慢,作物更难吸收利用。所以作物经常发生暂时萎蔫。

在作物生长旺期,为了获得丰产,当土壤含水量减少到速效水下限,即达毛管断裂含水量时

必须立即进行灌溉。生产上常在相对湿度55%～50%时开始灌水。

3　土壤水的能态

传统的土壤水分类型是根据水在土壤中受各种不同力的作用而存在的不同形态来划分的，称形态学观点分类，这种观点比较简单、形象化，易为人们所接受，因此一直指导着农业旱田灌溉，处理水分问题，指导整地、中耕等农作。但由于各类水分类型划分上人为因素太强，各水分常数的测定主观性很差，不能统一度量与计算“土壤－水分－植物－大气”的关系。所以有人提出用能量观点去研究土壤的水分问题。

3－1　土壤水势

根据物理学原理，物体在承受外力作用后，其自由能就会发生变化。同样，土壤水在各种力的作用下，其自由能也发生变化。我们规定与土壤水在同一条件（同温、同压、同一高度）做参比标准的纯自由水（流水或饱和水）的自由能为零，土壤水所具有的自由能与参比标准下纯自由水自由能的差值就是土水势，一般用来 ϕ 表示。根据土壤水的受力特点，土水势由基模势（ϕ_m）、压力势（ϕ_p）、溶质势（ϕ_s）和重力势（ϕ_g）四部分构成。土水势的单位用帕（Pa）、[以前也用巴（bar）或毫巴（mbar）]表示。

一般非饱和土壤的土水势主要决定于基模势，对于盐碱土则决定于基模势和溶质势之和，在水田淹水期间的土水势主要由压力势来决定。通常在水分不饱和的土壤中，土水势为负值，因为它低于参比标准下纯自由水的水势，土壤水总是由土水势高处向低处移动。

3－2　土壤水吸力

由于土水势是负值，势能愈大则其绝对值愈小，经常在概念上含混不清，因此腊塞尔（E. W. Russel，1950）采用水吸力来表示土壤水的能态。土壤水吸力就是指土壤水在承受一定的吸力的情况下所处的能态，它和土水势的含义基本相同，但符号相反，即二者数值相同，但符号相反，仍可用土壤对水的吸力来表示。此外土壤水吸力主要表示土壤对水的吸力所产生的能态变化，它与气压和重力无关，所以土壤水吸力包括基质吸力的渗透吸力。

土壤含水量愈少，土壤水吸力越大，反之愈小，土壤内的水分总是由吸力低处向吸力高处移动。田间作物适宜的土壤水吸力大部分在0.85 bar（1 bar＝10^5 Pa）以内，生产上经常用张力计测定土壤的水吸力。

3－3　土壤水分特征曲线

土壤含水量与土壤水吸力呈反相关。用土壤水的能量指标（bar）和土壤水的数量指标[水重（%）]所做成的相关曲线称为土壤水分特征曲线（图7－13）。它是在田间或实验室条件下，同时测定同一土样在不同土壤水吸力下与之相对应的含水量后绘制出来的。

土壤水分特征曲线，既可表示土壤水吸力与土壤含水量间的相应关系，又能反映土壤水分对植物的有效性，它比用土壤水分类型说明水分数量与植物生长的关系更为清晰得多。

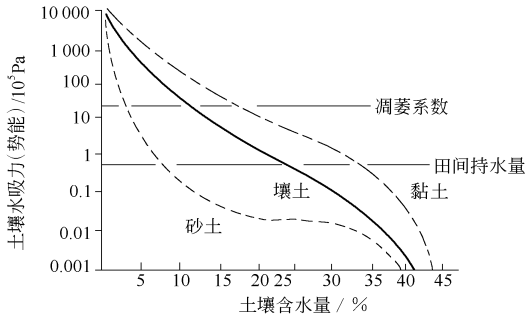


图 7–13　几种土壤的水分特征曲线

4　土壤水分的运动

自然界的水分进入土壤后并非固定不变,而是处于不停的运动之中。气态水的扩散、凝结和液态水的蒸发、运转、渗吸、渗漏等都直接影响着土壤肥力的改变和作物的生长发育。

4–1　土壤水汽的扩散和凝结

由于土壤含水量一般都在最大吸湿量以上,所以土壤孔隙中的水汽经常处于饱和状态,并在温度、压力等因素影响下发生凝结和扩散。土壤中的水汽总是由水汽压高处向低处移动,推动水汽运动的动力是水汽压梯度,它是由温度和土壤水吸力梯度引起的。水汽由水多向水少的地方扩散,由暖处向冷处移动。

土温常随气温的变化而变化,亦有昼夜和季节的差异。在夏季,我们常看到傍晚已经晒干的表土层,翌日清晨又回潮起来,农民把这种在清晨能够回潮的土壤叫夜潮土。这是昼夜温差大,夜间底土暖于表土,水汽便由下向上移动,遇冷凝结成水所致。夜潮土在干旱地区,一昼夜能增加 4~8 mm 水分,可明显提高抗旱能力,所以在农业上具有一定的意义。同样,在冬季当土壤表层冻结,下层的水分不断向冻层移动,通过冷凝并结成冻块而聚积起来。当春暖化冻时,上层的水溶解了,而下层仍为未融化的冰粒所堵塞,解冻水不能下渗,一时表土很湿并出现返浆现象。充分利用返浆水对易发生春旱的北方地区播种保苗有重要意义,进行顶凌耙地,就是为了保证这部分返浆水。

4–2　土壤水分的蒸发

土壤水分经汽化并以水汽的形态扩散到近地面的大气中的过程,叫做土壤水分蒸发或跑墒。无论是饱和水、毛管水或膜状水都可因蒸发而损失,土壤水分蒸发是非生产性消耗,对于旱田应采取措施,使其尽量减少。

4–2–1　土壤水分蒸发的影响因素

外界因素　外界因素主要有辐射、温度、大气、相对湿度和风速等。当日照长、辐射强、温度高、湿度小,风速大时,土壤水分蒸发强烈、速度快、损失量大。地形、地势、纬度和地面覆盖情况

等对土壤水分蒸发也有一定的影响。

内在因素　内在因素主要指土壤质地、结构、孔隙状况以及耕作质量等。砂土吸力小，大孔隙多，蒸发强，土壤上层干得最快，但干土层浅。黏土干得最慢，但干土层厚。土壤板结龟裂、耕作粗放、地面凸凹不平，颗粒多等情况都会加剧土壤水分蒸发。

4-2-2　土壤水分蒸发过程

土壤水分蒸发有明显的阶段性，水分的耗损在各个阶段是不一样的。掌握水分蒸发耗损的阶段特点，可为抗旱保墒，有效的控制作物丰产水分提供理论依据。当降雨或灌水后，土壤水分便开始连续蒸发，土壤水分蒸发分以下三个明显阶段。

大气蒸发力阶段　当土壤含水量大于田间持水量以后，土壤水的蒸发速度完全决定于大气蒸发力，即辐射、温度、空气湿度以及风速等因素。在这个阶段内土表水分蒸发速度近于自由水的蒸发，蒸发量很大，但是这个阶段一般只能持续几天，重力水很快就会渗漏排除，土壤含水量迅速下降。

土壤导水率控制阶段　当土壤湿度减少到田间持水量以后，土壤水分的蒸发率随着水分的减少而急剧下降，所以又叫蒸发率降低阶段。在这一阶段内，水分的蒸发主要决定于土壤特性，当然也与大气蒸发率密切相关。这一阶段不能很久，当土壤表层水汽压与大气水汽压达到平衡时，土壤表面就形成了风干状态的干土层，从而就截断了毛管水的运动。因此在生产上为了防止土壤有效水分的蒸发，减少其非生产性消耗，从土壤水分蒸发转入导水率控制阶段伊始，就应及时地破坏土壤毛管体系，控制水分向土面传导。早春顶凌耙地，雨后或灌后及时中耕松土，或直接覆盖都能收到更好的保墒效果。

扩散控制阶段　当土壤湿度低于毛管断裂含水量以后，由于地面形成干土层，毛管传导作用停止，土壤水向土表的导水率降至接近零，此时土壤水分要经汽化并以气态水经干土层中的孔隙扩散到大气中去。如果土壤水分扩散经过的干土层孔隙度小，扩散则慢，水分散失的就少。因此这时的保墒措施便是镇压，镇压能防止土壤漏水跑墒，又有利于底土层的毛管作用，使底土层水分逐渐湿润表土，旱情得以缓解。

降雨或灌溉后，一部分水沿地表径流掉，另一部分则渗入土壤中。由于土粒的吸附力和毛管力的作用，开始渗吸的很快，当水分充满毛管孔隙后，渗吸速度由快到慢，上层水分很快达到田间持水量，随后土壤水分达到饱和。这一阶段称渗吸阶段，特点是单位时间渗水量由大到小，且不稳定。渗吸随着时间而逐渐减慢，最后达到比较稳定的数值，便进入渗漏阶段。旱田土壤当重力水排除后，渗漏便停止了。水田土壤每天保持一定的渗漏量。

在地面保持水层的情况下，单位时间内通过单位面积的水量称入渗速率或渗吸速率，通常用渗吸开始后1 h的入渗速率为判断土壤渗吸能力的指标。2500 mm/h为渗吸能力强的土壤，500～100 mm/h为渗吸良好的土壤，100～70 mm/h为渗吸中等的土壤，70～30 mm/h为渗吸弱的土壤，<30 mm/h为渗吸不良的土壤。改良土壤质地、打破犁底层、平整土地、深翻、中耕和修筑土埂等措施，可以增强土壤的透水性，提高渗吸能力，有利于水土保持。

5 土壤水分的调节

为了充分满足作物生长发育对水分的要求，避免水分过多或过少引起的危害，在作物生长期

间要不断对土壤水分进行调节。旱田土壤的主要矛盾则是水分不足,针对北方地区的气候特点及水资源状况,调控土壤的主要措施有以下几个方面。

5-1 改良土壤质地,增施有机肥料

实践证明,壤土和有机质含量丰富的土壤较抗旱。

5-2 加强农田基本建设,促进土壤蓄水保墒

丘陵地区通过改变坡地地形,如修筑梯田、保持田块平坦来减少雨水径流,提高单位面积产量。平原地带凹凸不平的耕地,大搞平整土地,并结合耕作措施,解决水分分布不均问题,增加土壤的蓄水能力。在低洼易涝及盐碱地块,修筑条田、台田、完善田间排水系统,排除过多的水分及盐分的危害。

5-3 发展农田水利,灌排结合

受到干旱威胁的耕地,发展农田水利事业是抗旱最有效的措施。除新建大中型水库外,还应根据当地水资源实际情况发展小型农田水利。充分利用当地地表水和地下水修小水库、抽水站、井和蓄水池,并做到渠系配套、工程配套,避免大水漫灌。尽量节水,大力发展喷灌、滴灌技术,节水(50%~70%)节能,扩大水浇地面积。大中型水库,有计划按时按量配水供水,加强渠系管理保护,制定作物的灌溉制度,保持适宜的土壤含水量,充分满足作物各生育期对水的需求。

5-4 合理耕作、秋蓄春保相结合

我国北方有2/3无灌溉条件的旱作耕地,只有采取各种有效的抗旱保墒农业耕作措施,充分蓄积降水,减少地表蒸发等措施满足作物的最低要求,才能获得高产。秋天深翻地或耙地,疏松土壤,将秋雨和冬雪蓄入土壤深层,使春季得到水分的供应,称秋蓄,即春墒秋蓄。

春保指耙耱保墒和镇压提墒措施。耙耱保墒是春天采用顶凌耙压和楠浆打垄的方法,即在三月上、中旬土地昼消夜冻时进行耙地,减少大孔隙,防止跑墒。随着水分下降及农时需要,结合打坷垃、播种等进行耙耱、压碎土块,形成疏松表层,减少毛管水运动,降低地表蒸发,保持适当的含水量。当含水量进一步减少,表层土壤墒情不足时,可采用镇压提墒,利用镇压措施,将表层土块压碎,降低孔隙度,削弱气态水向地表运动,减少水分损失,又有利于下层土壤水上升,种子吸水萌发。

深松也是很好的蓄水方式。目前在东北推广的联合耕种机安装深松铲。一般深松以后无论是冬季休闲或翌年秋作物生长期中,土壤含水量均高于一般耕翻的地块。适时中耕、地面覆盖等都能减少水分蒸发,起着抗旱保墒作用。

植树造林、种肥(绿肥作物)种草等,也是调节土壤水分的有效措施。生产中,要根据具体情况,采用综合措施,有力调控土壤墒情,确保农业高产稳产。

土壤孔性、结构性和耕性是土壤重要物理性质,吸收性能是土壤重要的物理化学性质,而酸碱性则是重要的化学性质,这些性质将直接影响到植物根系的伸展、水分的渗透、通气状况及养分转化,也直接影响到土壤保肥及供肥性能,因此,研究土壤肥力,培肥土壤应首先探索土壤的基本性质。

复习思考题

1　说明四种土壤水的形成及对作物生长的意义。
2　什么叫土壤有效水量？伴随土壤含水量降低有效水发生怎样的变化？
3　生产上采取哪些方法提高土壤的保水能力？
4　简述土壤水的蒸发过程，生产上采取什么措施保水保墒？

第五节　大气中的水分

植物通过蒸腾作用向空气中散失水分，江、河、湖、海和土壤中的水分经过蒸发分散到空气中，两者共同组成大气中的水分。大气中水分含量达到一定的程度，便会以雨、雪等形式降落地面，回到土壤当中。

1　空气湿度

大气中水分含量多少对植物的生长发育、产量高低和品质好坏都起着重要的作用。大气中的水分有三种形态存在，即气态、液态和固态。大多数情况下，水分是以气态存在于大气中的，三种形态在一定条件下可相互转化。

表示空气潮湿程度的物理量，称为空气湿度。通常用水汽压、相对湿度、饱和差和露点温度来表示。

1-1　水汽压（e）

空气中水汽所产生的压力，称为水汽压（e），有时也把水汽压叫做绝对湿度。水汽压取决于空气中的水汽含量，当空气中水汽含量增多时，水汽压就相应增大。水汽压的单位用百帕（hPa）表示。

空气中水汽含量与温度有密切关系，当温度一定时，单位体积空气中所能容纳的水汽量是有一定限度的，水汽含量达到了这个限度，空气便呈饱和状态，这时的空气称饱和空气。饱和空气中的水汽压称为饱和水汽压（E），也叫最大水汽压。在温度条件发生改变时，饱和水汽压也随之改变。

$$E_{水面}=6.11\times10^{7.5t/(235+t)}$$

式中：$E_{水面}$——0 ℃以上的饱和水汽压，hPa；t——气温，℃。

1-2　相对湿度（U）

空气中的水汽压与同温度下的饱和水汽压的百分比，称相对湿度。可用下式表示：

$$U=\frac{e}{E}\times100\%$$

相对湿度反映当时温度下的空气饱和程度。当空气饱和时，$E=e$，$U=100\%$；空气未饱和

时，$e<E$，$U<100\%$；当空气处于过饱和时，$e>E$，$U>100\%$。

因饱和水汽压随温度而变化，所以在同一水汽压下，气温高时，相对湿度减小，空气干燥；反之，相对湿度增大，空气潮湿。

1－3 饱和差（d）

在一定温度条件下，饱和水汽压与空气中实际水汽压的差值，称为饱和差。即：

$$d=E-e$$

如果空气中水汽含量不变，温度下降时，饱和差减小。反之，温度升高，饱和差增大。当空气达到饱和时，饱和差为零。饱和差表明了空气距离饱和的程度。它的大小可以显示出水分的蒸发能力，故常用于水分蒸发。

1－4 露点温度（t_d）

露点温度（简称露点）是指空气中水汽含量不变，气压一定时，通过降低气温使空气达到饱和时的温度，称为露点温度，单位为℃。

对于温度相同而水汽压不同的两块空气来说，水汽压较大的，温度降低很少就能达到饱和，因而露点温度较高；水汽压较小的，温度下降较大幅度才能达到饱和，因而露点温度较低。故气压一定时，露点温度的高低反映了水汽压的大小。

由于空气常处于未饱和状态，故露点温度低于气温，空气达到饱和时，露点温度才与气温相等。因而根据气温和露点温度的差值（$t-t_d$）大小，大致可以判断出空气距饱和的程度。

2 水分蒸发

由液态或固态水转变为气态水的过程叫蒸发。江、河、湖、泊、海洋和土壤中的水分都可以通过蒸发向大气中运动，它们是大气中水分的主要来源。土壤中水分的蒸发在本章“第四节 土壤水分”中已做过介绍，下面只说明水面水分的蒸发特点。

水面蒸发是一个复杂的物理过程，它受好多气象因子影响。水温愈高，蒸发愈快，水温增高，水分子运动加快，逸出水面可能性增大，进入空气中的水分子就多；饱和差大，蒸发就快，饱和差大，表示空气中水汽分子少，水面分子就易逸出跑进空气中；风速愈大，蒸发愈快，风能使蒸发到空气中的水汽分子迅速扩散，减少了蒸发面附近的水汽密度；气压愈低，蒸发愈快。水分子逸出水面进入空气中，要反抗大气压力做功，气压愈大，气化时做功愈多，水分子汽化的数量就愈少。

此外，蒸发还和蒸发面的性质与形状有关，凸面的蒸发大于凹面，凸面曲率越大，蒸发越快。小水滴表面的蒸发就比大水滴快，纯水面蒸发大于溶液面，过冷却水面（0℃以下的液态水）大于冰面。

3 水汽凝结与降水

大气中的水分不断增多达到饱和，遇到合适的条件就要发生凝聚作用，由气态水转变为液态

水或固态水的过程称为凝结。

3-1　水汽凝结

3-1-1　水汽凝结的条件

水汽达到饱和　使大气中水汽达到饱和或过饱和通常有两个途径，一是在一定温度下不断地增加大气中的水汽含量；二是使含有一定量水汽的空气降温，一直降到露点温度以下。自然界中前一种情况较为罕见。大气中水汽凝结多属后一种情况。一般导致水汽凝结有以下四种方式：空气与冷却的下垫面接触、湿空气辐射冷却、两种温度不同而且都快要饱和的空气混合、空气上升发生绝热冷却。

有凝结核存在　实验表明，纯洁的空气即使温度降低到露点温度以下，相对湿度达到400%～600%也不会凝结。但是加入少许尘粒，就会立即出现凝结现象。凡是对水分子有亲和力和吸附力的微粒，如灰尘、烟粒、盐粒、花粉以及工业排放物二氧化硫、三氧化硫等微粒，都是很好的凝结核。近地气层凝结核是取之不尽，用之不竭的。

3-1-2　地面水汽的凝结物——露和霜

晴朗无风或微风的夜间，地面有效辐射强烈。当近地气层温度降到露点以下，水汽便凝结在地表或草尖上为露；如果露点温度低于0℃，则凝结为霜。导热率小的疏松土壤表面，黑色物体表面，粗糙的地面，夜间辐射较为强烈，易形成露和霜。低洼的地方和植株枝叶表面，因辐射温度低而湿度大，露和霜较重。

露和霜形成时，因凝结释放潜热，常使降温缓和而不致发生霜冻。在干热的天气，露水有利于萎蔫植物的复苏。但露水易使病菌繁殖而引起病害。露水凝于水果的表面使果皮产生锈斑，因而影响水果的品质。有霜的时候有时伴有霜害。所谓霜害并非霜对植物产生的危害，而是低温造成的危害。因为凝结为露时有潜热释放，这些潜热可以缓和植物体温的下降。所以，有霜时与没有霜时的霜害相比，有霜时的霜害往往比无霜时的受害程度要轻微一些。

秋季第一次出现的霜称初霜，春季最后一次出现的霜叫终霜，一年中终霜与初霜之间的天数称无霜期，裸地作物的生育期一定要短于当地的无霜期，才有在当地栽培的价值。

3-1-3　近地气层水汽的凝结物——雾

雾是在近地气层的水汽凝结物（水滴或冰晶）使水平能见度显著减小的现象。当水平能见度不到1 km时称大雾；大于1 km而小于10 km的称为轻雾。雾是因为低层空气温度降低到露点温度以下而在近地气层形成的凝结物，但雾绝不是水汽。

根据雾的成因，可分为辐射雾、平流雾和平流辐射雾三种。辐射雾在夜间，由于地面辐射冷却降温，致使空气湿度达到饱和而形成的雾。这种雾多形成于晴朗无风或微风且水汽较充沛的夜间或清晨，日出后逐渐消散。所谓“十雾九晴”、“雾重见晴天”等，都是指这种辐射雾。平流雾是暖湿空气流经冷的下垫面时，其下层冷却降温，使水汽凝结而成的雾。在寒冷季节的陆地上，温暖时期的海上，常常发生平流雾。平流雾在一天的各个时刻都可形成，并且在大风时也能存在，其厚度极大，范围也非常广阔。平流辐射雾是平流和辐射因素共同作用而形成的雾，也叫混合雾。

雾能降低太阳辐照度，影响绿色植物的光合作用，从而影响植物的产量。雾还能使植物开花推迟，受精被阻，果实成熟不良和品质变劣。多雾地区，由于太阳光谱中的紫外线部分被雾吸收，

使到达地面的紫外线减少，植物易产生徒长而茎秆较弱，病虫害易于入侵。但对茶叶、麻类等怕紫外线伤害的植物生长发育有利，故有“云雾山中产名茶”和“雾多麻质好”之说。浓雾地区，因雾滴较大，植株常被雾滴湿透，若连续时间较长，不仅影响植物光合作用，而且呼吸作用也会受到阻碍，使植物生长衰弱。果树在成熟期间持续被雾水沾湿，可使果面受损，品质降低。但有利于萎蔫植物的复苏。

根据雾的形成，可采取不同的防御措施。潮湿地区由于地面水分充足，最易生成雾。故应加强排水，设法降低地下水位，可减少雾的形成。在容易产生平流雾的地区，营造与空气平流方向垂直的防护林，减少空气流动，即可减少平流雾的形成。据测定，防护林可减少雾量的 1/5，防雾距离可达树高的 16 倍左右。防护林不仅可降低雾的浓度，还可减弱风速，提高气温和地温，防雾效果比较好。

3-1-4　高空水汽凝结物——云

云是高空大气（自由大气）中的水汽凝结而形成的水滴、过冷却水滴、冰晶或它们混合组成的悬浮体。形成云的基本条件，一是充足的水汽；二是有足够的凝结核；三是空气中水汽凝结成水滴或冰晶时所需要的冷却条件。实际生活中，空气的垂直上升运动，是能满足上述三个基本条件的。所以，空气的垂直上升运动是形成云的主要原因。

云是天气晴雨的重要征兆。一般说来，云底高、云量少、云层薄、云的颜色明亮，不会下雨；反之，就容易下雨。当云层由薄变厚，云底由高变低，天空混乱就易下雨。有时上下云层移动方向相反或不一致也会下雨等。

3-2　大气降水

广义地讲，降水是地面从大气中所获得的水汽凝结物的总和，包括云中降水（雨、雪、雹等）和地面水汽凝结物（露、霜、雾和雨等）。

3-2-1　降水的形成

根据降水的形成过程和特点，降水形成的原因可分为：

对流降水　地面空气受热，膨胀上升，绝热冷却，水汽凝结成云而降水的，叫对流降水。这种降水多为雷阵雨（图 7-14），雨区狭窄，降水时间短，强度大。我国夏季对流降水较多。

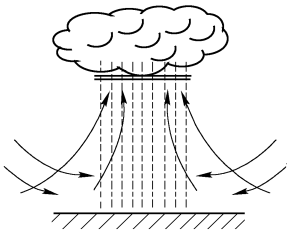


图 7-14　对流降水（雷阵雨）

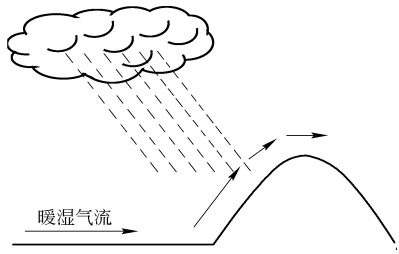


图 7-15　地形降水（地形雨）

地形降水　暖湿空气受山地阻挡被迫上升到一定高度后，水汽饱和而成云致雨，叫地形雨（图 7-15）。地形雨多在迎风坡上。

锋面降水　暖湿空气和干冷空气相遇的交接面叫锋面，暖湿空气沿锋面上升，绝热冷却，水汽凝结而降水的叫锋面降水（图 7-16）。我国北部，春、秋、夏季多为锋面降水。

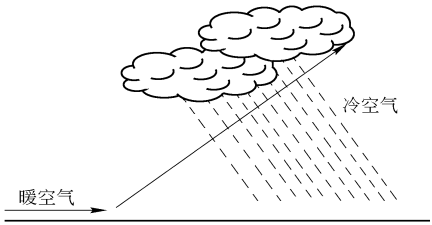


图 7-16　锋面降水（锋面雨）

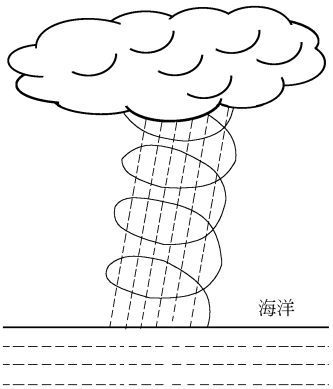


图 7-17　台风降水（台风雨）

台风降水　在台风影响下，空气绝热上升，水汽凝结而产生降水的叫台风降水（图 7-17）。夏季我国东南沿海台风降水较多。

3-2-2　降水的表示方法

降水量　自天空降下的水，未经蒸发、渗透、流失在地面积聚的水层厚度叫降水量，其单位用 mm 表示。从天空降下来的雪、冰雹等在地面形成的厚度，不能叫降水量，只有当它融化成液态水后，在地面上形成的深度才叫降水量。一般 8 mm 厚的雪可融化为 1 mm 深的水。

我国农民所说的降水量，是指降水在土壤中渗透的深度。土壤质地和墒情不一，降水渗透的深度也不一样，一般情况下，1 mm 水约渗透土壤 5 mm 深。比如一场雨下了 40 mm，那么土壤渗透 20 cm 深。那就可以说这场雨下了 20 cm 深。

降水强度　单位时间内的降水量，叫降水强度。根据降水强度的大小可将雨分为小雨、中雨、大雨、暴雨、大暴雨和特大暴雨等，将雪分为小雪、中雪、大雪等。

4　水分与植物

水分是植物生命过程中不可替代的生存条件之一。水分不但是植物进行光合作用的原料，也是植物体内运输营养物质的重要媒介，同时也影响植物茎叶的支撑、气孔大小的调节及对营养物质的吸收等。一个地方水分条件的好坏，直接影响本地区农业丰欠。有收无收在于水，风调雨顺，才能五谷丰登。

4-1　植物的需水量

各种植物在其整个生命过程中，需要大量的水分。如一株玉米，每天要消耗 1.64 kg 水，一

生消耗200多千克水,1亩(1亩=667 m^2)3000株玉米在整个生育期内要消耗6.0×10^5 kg水。小麦等粮食植物,每形成1 kg干物质,在潮湿和干燥的不同气候条件下,分别需要250~350 kg和450~500 kg水。在一般气候条件下,亩产350 kg干物质的小麦需要2.1×10^5~2.8×10^5 kg水,相当于面积为1亩(667 m^2)深为31~42 cm的水池中的水。植物每合成1 g干物质,所蒸腾水分的克数称蒸腾系数。

植物吸收了大量的水分,99%用于蒸腾作用,来调节本身体温,使其正常的生长发育。各种植物的蒸腾量是不同的,通常用蒸腾系数来表示植物耗水量。蒸腾系数越大,说明需水量越多,利用率越低;反之,利用率越高。

4-2 植物需水的关键期

植物在其生长发育的不同时期,对水分的敏感程度是不同的,植物对水分最敏感的时期叫做该植物的水分关键期,此时水分过多或缺乏都会直接影响作物的产量。了解不同植物需水的关键期,对于科学用水和提高抗旱效果是有重要意义的。

植物的水分关键期大都在孕穗到抽穗开花这段时间内,因为这段时间内植物的生长发育最为旺盛,需水量也最大,加上生殖器官处于幼嫩阶段,对外界不良环境条件抵抗太差,如遇干旱,必然造成减产。植物一生中对水分缺乏最敏感、最易受害的时期称水分临界期,一般为"花粉母细胞四分体形成期"。植物的需水关键期越长,遇到不良气候机会越多,越需要采取防御措施。

4-3 植物的需求规律

植物的一生中,从种子发芽、出苗、茎叶旺盛生长到开花结实,经过一系列生理需水和生态需水过程。所谓生理需水就是经过植物根系吸收水分、体内运输、叶面蒸腾水分的数量。而生态需水是指株间蒸发量和田间渗透量。植物的灌溉量,是通过每亩(1亩=667 m^2)地上的植物蒸腾水分量、株间蒸发量和田间渗透量的总和来计算的。

从植物生育前期、中期和后期的需水量情况看,是一个由少到多再到少的变化过程。粮食植物从出苗到拔节期是营养生长阶段,植物体积小,生长速度较慢,耗水较少。拔节到开花期,是营养生长和生殖生长同时进行的阶段,植株的体积和重量都迅速增加,耗水量急剧增加。开花后,植株体积不再增大,植物有机体逐渐衰老,耗水量也逐渐减少。以水稻为例,移植返青期,因叶面积小、蒸腾量也小。随着叶面积的增加和植株的旺盛生长,到分蘖拔节期急剧增大。到孕穗后期和开花期,生长更旺盛,蒸腾量达到高峰。以后生长逐渐减弱,蒸腾量也逐渐减弱。蒸发量也随着植株的生长而变化。移植返青期,株间空隙大,蒸发量最大。到分蘖后期,植株封行后,蒸发量便急剧下降,直到成熟期,蒸发量都较小。据试验,水稻全发育期,早稻需水量为560 mm,其中返青以前占11%,分蘖期占21%,拔节至开花期占39%,成熟期占29%。又如小麦各生育期平均每日耗水量,也是苗期少,生长旺盛期(抽穗开花期)多,到末期又略有下降。

在农业生产上,应根据植物的一生需水规律,科学用水,做到及时、适量,为夺取丰收打下基础。

复习思考题

1　什么叫大气湿度？生产上如何表示大气湿度的大小？
2　什么叫水汽凝结？需要什么条件？结果是什么？
3　简要说明雷阵雨的形成过程。
4　什么叫水分蒸发？说明水面水分蒸发的特点。
5　什么叫水分临界期？生产上如何判断植物的需水量？

水是原生质的主要组成成分之一，细胞含水量的多少直接影响其生理活性。水分在植物体内存在状态有束缚水与自由水两种，两者的比例影响代谢强度及植物的抗逆性。植物生活需要水，又必须通过蒸腾大量失去水分，因此必须大量吸收水分以保持体内的水分动态平衡。植物吸水以细胞吸水为基础，细胞吸水以渗透吸水为主要方式。植物细胞是一个渗透系统，它的吸水决定于水势，水分移动从水势高处流向水势低的区域。根系是植物吸水的主要器官，根压和蒸腾拉力是根吸水的动力。植物主要通过蒸腾作用散失水分，气孔是蒸腾的主要通道，保卫细胞的水势变化控制气孔开闭。

植物主要从土壤中吸收所需要的水分，土壤水有吸湿水、膜状水、毛管水和重力水四种类型，毛管水和重力水是植物主要能吸收的水分。土壤中水分的移动方向决定于土水势，土壤水总是由土水势高处向低处移动。土壤水分能够通过蒸发而散失，农业上常通过改良土壤质地结构增强土壤的保水能力。

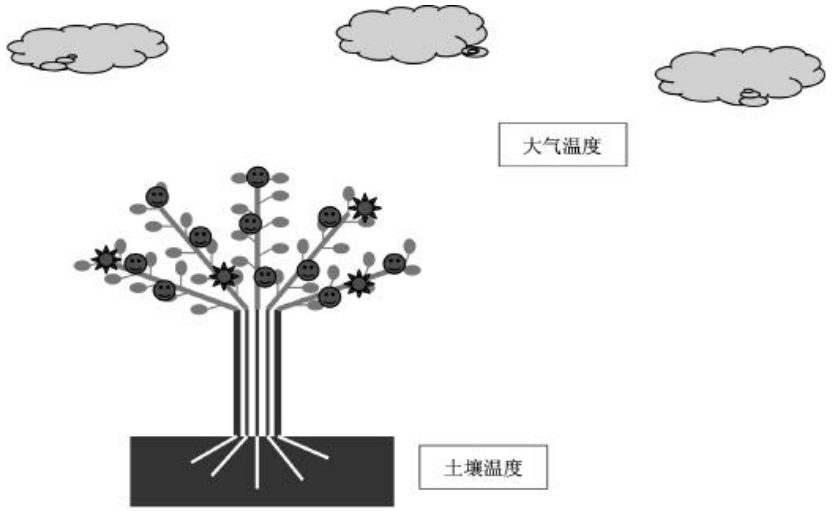
植物通过根由土壤中吸收水分，经过体内的水分运动，经蒸腾作用将水分散失到大气当中，这是大气中水分的主要来源。大气中的水分以固态、液态和气态三种状态存在，水分的多少体现着空气湿度的大小，空气湿度通常用水汽压、相对湿度、饱和差或露点温度来表示。大气含水量达到一定程度，水分通过凝结以露、霜、雾、雨和雪的形式降落到地面，成为土壤水的一部分。土壤水被植物吸收，再进行下一轮的循环。

作物需水情况以作物不同种类和同一作物不同生育期而定，这是合理灌溉的生理基础，而土壤有效水含量则是灌溉的定额依据。

奇妙的牛奶树

牛奶是牛的奶汁，在拉丁美洲亚马逊河流域，人们却喝一种由树产的“牛奶”，这是一种叫索维尔拉的树的树汗。索维尔拉四季常绿。树干表皮平滑，叶子光亮，树干内含有丰富的白色乳汁，味道很像牛奶。人们像收割橡胶一样，在树干上切口，将其乳汁采收后，用清水冲淡后，即是美味的树“牛奶”。每个裂口可采收乳汁 1 kg，每棵树一年能生产 4～8 kg。索维尔拉木材坚硬，是良好的家具和建筑材料。

第八章　植物生长与温度



目的要求：了解土壤空气的组成、特点和土壤的热特性，掌握土壤温度的变化特点和调节方法，重点掌握气温的变化规律及与农业生产的关系和应用。

学习要点：土壤空气的组成，土壤的通气性，土壤空气的调节，土壤热量的来源，土壤的热特性，土壤温度的变化，土壤温度的调节，温度三基点，平均温度，积温，温度与植物的生生长发育。

土壤空气的组成和热量状况直接影响到植物的种子萌发、出苗、植株形成、开花结果和成熟衰老的整个生长发育过程，土壤通气不良，必然导致营养物质转化、植物根系呼吸和个体发育障碍，甚至产生有毒物质。土壤的热量状况如果不能适应植物生长发育的要求，同样会对植物造成伤害。充分了解土壤中空气及其热量状况，掌握其自然变化规律，以此为基础进行人工调节，使之适应植物生长发育的要求，是农业高产稳产的根本措施。

第一节　土壤空气与温度

土壤空气和温度是影响土壤肥力的因素，土壤中很多物理、化学和生物学过程

都与空气和温度有关，它影响到植物营养物质的转化、根系的呼吸和植物的生长发育。

土壤空气

土壤空气来源于大气，存在于土壤孔隙当中，由于土壤中各种化学和生物的变化，土壤空气的组成和状态也在发生变化。

1-1　土壤空气的组成及肥力特点

1-1-1　土壤空气的组成

土壤空气虽然来源于大气，但在组成上却与大气不同。土壤空气中氧的含量低于大气，这是由于根呼吸，耗氧微生物的繁殖和生理活动消耗了土壤中的 O_2 所造成的。根呼吸和微生物的生命活动也产生了大量 CO_2 造成土壤中 CO_2 的浓度高于大气。土壤中的水汽远较大气为高，经常达到饱和状态，土壤中水分经常向大气中扩散，就形成了土壤水分的蒸发。通气不良的土壤还可产生还原性气体，如 H_2S、CH_4 等。

1-1-2　土壤空气与作物生长及肥力的关系

影响种子萌发　土壤空气对作物整个生长过程有着极密切的关系，一般种子萌发需要土壤空气中含 O_2 10%以上，通气良好的土壤，根系发达，根长色白，根毛丰实。

影响养分转化　土壤中空气含量与 O_2 的浓度对土壤有效养分的影响很大。土壤空气通气良好，微生物活动旺盛，有机质分解迅速，矿化强烈，有效养分增加，有利于作物的吸收作用。另外根瘤菌和好气性固氮菌十分活跃，固氮能力增强。通气不良时，硫酸被强烈还原，形成有毒的 H_2S，同时正磷酸盐被还原为亚磷酸和磷化氢，使土壤中磷素营养恶化。

保持良好的通气状况是保证植物的正常营养和生长发育的最有效措施。

1-2　土壤的通气性

土壤通气性主要指土壤中空气流动的可能性。它的动力是土壤空气的组成和空气中的各组分的分压差，以及大气和土壤空气的总压力差。前者促成气体的扩散，后者则形成气体的总体交流。影响土壤通气性的主要因素是土壤的孔隙度和通气孔隙度。

1-2-1　气体的扩散

当土壤空气的组成成分在浓度上与大气的组成成分发生差异时，就形成了空气成分间的分压差异，为了保持气压之间的平衡，分压大的气体就向分压小的气体扩散，这就形成了土壤空气和大气之间的交换。由于根系呼吸和土壤微生物的活动使土壤中 CO_2 的量增多而 O_2 的浓度降低，结果是土壤空气中 CO_2 的分压大于大气中 CO_2 的分压，土壤空气中 O_2 的分压低于大气中 O_2 的分压。所以土壤与大气间的气体交换是 CO_2 由土壤向空气中扩散，O_2 则由空气向土壤中扩散。

1-2-2　气体的总体交换

土壤空气受到大气影响，如大气温度上升和下降，风力增强和减弱，大气压升高和降低，以及降水和人为的灌溉排水都会引起土壤空气与大气的交换。土壤空气与大气间进行扩散和整体交换，使得土壤中保持一定数量的 O_2，植物根系和微生物周围保持适宜的空气组成，土壤中的一切

生物化学过程保持正常进行。土壤排出 CO_2，吸收 O_2，土壤空气不断交换，称土壤的呼吸过程。

1-3　土壤空气状况的调节

土壤的空气状况是由土壤孔隙度状况决定的，旱田土壤总孔隙度应在52%～55%，通气孔隙度15%～20%，大小孔隙之比为1∶2～4最理想。常用于调节土壤孔隙度状况的措施有两个：

改善土壤质地、结构　一般采用以砂掺黏，增施有机肥，改善土壤的质地和结构等措施，增加通气孔隙，从而改善土壤的通气性。

深耕结合增施有机肥　通过耕作和增施有机肥料，能使土壤破除板结，变为疏松多孔，增加耕作层厚度，尤其对土质黏重，透气性差的黏土，更应强调多施有机肥。

2　土壤热量状况

土壤中任何一种化学和生物化学过程以及作物生长发育活动都是在一定温度范围内进行的，在合适的温度范围内，随着温度增加，各种活动都在增强。由于热量的增加与减少，导致土壤温度的变化，从而影响着有机质的积累与分解、土壤养分的转化以及作物的生长。因此，只有充分了解土壤的热量状况，掌握土壤温度的变化规律，有效地控制和调节土壤的热状况，才能达到提高土壤肥力和作物高产优质的目的。

2-1　土壤的热特性

土壤的热能主要来源于太阳辐射，土壤微生物活动产生的生物热、土壤内各种生化反应产生的化学热和来自地球内部的地热，也能不同程度地增加土壤的热量。土壤的温度状况受环境条件和土壤的热特性的影响，土壤的热特性包括土壤的热容量和土壤的导热性能。

2-1-1　土壤热容量

土壤热容量指单位体积或单位重量的土壤温度增加1℃时所需的热量数，以 J／(g·℃) 或 J／(cm³·℃) 为单位表示，又称重量热容量和容积热容量。

土壤热容量的大小可以反映出土壤温度的变化难易程度。土壤热容量越大，土壤升温所需要的热量越多，土温不易升降，温差小，俗称“冷性土”，如黏土。而热容量小，土温易升降，温差大，又称“热性土”，如砂土。

决定土壤热容量大小的因素主要是土壤固、液、气三相物质组成的比例，三相物质中，水的热容量最大（表8-1），空气的热容量最小。土壤中固相物质的重量是不变的，只有孔隙中的水和空气含量经常互相消长，因此，土壤热容量经常受含水量变化而改变。含水量增加，热容量增大，含水量降低，热容量减小。越冬作物灌越冬水，炎热夏季用井水灌溉，就是利用增加土壤含水量，增大热容量，保持土温平稳，以保证作物正常生长发育的。

表8-1　土壤组成物质的热容量

土壤组成成分	矿物质土粒	有机质	水	空气
重量热容量／[J／(g·℃)]	0.84	1.84～2.01	4.18	1.00
容积热容量／[J／(cm³·℃)]	0.84～1.25	—	4.18	0.00125

2-1-2　土壤导热性

土壤温度变化不仅决定于热量多少,热容量大小,同时还决定于土壤导热性。所谓导热性,就是指土壤传导热量的性质,其大小用导热率来度量。导热率指的是面积为 1 cm^2,相距为 1 cm,温度差为 1℃的两个截面,在 1 s 内交换的热量数,单位是焦耳/(厘米·秒·度)[J/(cm·s·℃)]。土壤导热率的大小决定于土壤固、液、气三相物质的组成成分及其比例,实践证明,空气的导热率最小(表 8-2),水的导热率约为空气的 30 倍,土壤中常见矿物的导热率大多为空气的 100 倍。由于土壤固相组成在数量上变化不大,因此,土壤导热率的变化主要受土壤含水量及土壤松紧程度影响。土壤导热率的大小,可以反映表层土壤受热后土温增加的难易程度以及土温平稳的程度。

表 8-2　几种物质的导热率

物质名称	银	铜	铅	土壤砂粒	水	冰	干燥土壤	空气
导热率/[J/(cm·s·℃)]	4.60	3.85	0.35	0.02	0.006	0.024	0.0021	0.0002

2-2　土壤温度状况

土壤热量基本来源于太阳辐射,环境和土地状况影响着土壤对太阳辐射的吸收,气温的变化决定着土温的变化。

2-2-1　土壤温度的变化

土壤温度的日变化　土壤表层白天受阳光照射加热,夜间又以长波辐射形式散热,引起土壤温度和大气温度的强烈昼夜变化。从表层 12 cm 的土温来看,早晨自日出开始土温逐渐升高,到下午两点左右达到最高,以后又逐渐下降,最低温度在天明之前 5～6 点(随季节变化)。表层土温日变化幅度较大,深层土温变幅较小,一般在土深 30～40 cm 处几乎无变化。白天表层土温高于底层,晚间底层土温高于表层。

土壤温度的年变化　土温和四季气温变化相似,通常全年表土最低温度出现在 1 月～2 月,最高温出现在 7 月～8 月。2 月开始,土温开始升高,9 月中旬后土温开始下降。表层土温变化较大,随着土层深度的增加,土温的年变幅逐渐减少。

2-2-2　影响土温变化的因素

纬度　高纬度地区,由于太阳照射倾斜度大,地面单位面积上接受太阳辐射能就少、土温低。而低纬度地区,太阳直射到地面上,单位面积上接受太阳辐射能就多,故土温较高。

地形　高山大气流动频繁,气温较平地低,土壤接受辐射能量强,但由于与大气热交换平衡结果,土温仍较低于平地。

坡向　受阳光照射时间的影响,一般南坡、东南及西南坡光照时间长,受热多,土温高。

大气透明度　白天空气干燥,杂质少(透明度高),地面吸收太阳辐射能较多,土温上升快。但晴空的夜晚,土壤散热也多,因此昼夜温差大。若是阴雨潮湿天气,情况则正相反。

地面覆盖　地面覆盖物可以阻止太阳直接照射,同时也减少地面因蒸发而损失的热能,霜冻前,地面增加覆盖物可保土温不骤降,冬季积雪也有保温作用。地膜覆盖,即不阻碍太阳直接照射,又能减少热量损失,是增高土温的最有效措施。

土壤颜色　深色物质吸热快，向下散热也多，初春菜畦撒上草木灰可以提高土温。

土壤质地　砂土持水量低，疏松多孔，空气孔隙多，土壤导热率低，表土受热后向下传导慢，热容量小，地表增温快，且温差较大，所以早春砂性土可较一般地提早播种。黏性土与砂土正相反，春天播种要向后推迟。

土壤松紧与孔隙状况　疏松多孔的土壤导热率低，表层土温受热上升快。表土紧实、孔隙少，土壤导热率大，土温上升慢。

2-3　土壤温度的调节

土壤温度与作物生长及土壤肥力有着极为密切的关系。土温影响着种子萌发及根系生长，土温变化对矿物风化、微生物活动和有机养分转化等也产生重大影响。为适应作物生长需要及提高肥力，土壤温度要进行人为地调节，主要是通过改变土壤热特性来改善土温状况。

2-3-1　排水散墒

地势低洼，土壤过于潮湿，地温较低，只有排除积水与降低地下水位才能提高地温。黏重土壤，雨季滞涝也应采取排水措施，还要搞好中耕散墒，它能使土壤热容量和导热率降低，有利于提高地温。

动脑筋
“早耪地、涝浇园”是生产上常用的方法，理论依据是什么？

2-3-2　灌溉

灌水可增加土壤湿度，从而提高土壤热容量，使土温平稳。冬前灌水可防止寒潮危害。

2-3-3　向阳垄作

起垄种植，白天可提高对太阳辐射能的吸收，提高表层土壤温度。

2-3-4　温室效果

利用玻璃、透明塑料薄膜等建立温室或塑料大棚，既能透过太阳辐射，又能阻止因地温升高所产生的长波辐射透出，同时避免冷空气的直接袭击，可以提高地温，此法多用于苗床和蔬菜栽培。

2-3-5　覆盖

利用秸秆、草席、草帘等覆盖地面，可减少土壤蒸发与散热，防止地温下降，抵抗冷空气侵袭。利用马粪、半腐熟肥覆盖地面，也能起到提高地温的作用。

2-3-6　风障栽培与防风林

风障和防风林能使风速降低，气流流动减少，减少土壤与冷空气的热量交换，从而防止土温下降，风障在蔬菜栽培中采用较多。

第二节　空气温度

空气温度与土壤温度都是农业气象的重要因素，空气温度的变化直接影响植物的分布和生长发育。农业生产上，要根据当地气温变化特点，选择适宜的作物种植种类。空气温度的空间分布和变化有其特殊的规律性。

1 空气温度状况

农业上要鉴定一个较大地区或某个地点的温度状况，就要涉及能充分反映一年内或某个时期（生长期、季节、月等）内的总热量以及温度日、年变化特点的特征值。

1-1　平均温度

平均温度反映一个时期内空气温度的平均值，农业上常用的平均温度有日平均气温、月平均气温和年平均气温。

日平均气温是在连续 24 h 内根据等时距的 24 次观测所得温度的算术平均值，或者是根据少数几次定时气象观测所得温度的算术平均值，但应能代表上述平均值的定义。目前，我国的气象台站一般是根据 4 次或 8 次定时气象观测所得温度求其总和，再除以观测次数得到的。月平均气温是规定年份该月全月每日平均气温的算术平均值。年平均气温是全年内各日（或各月）平均气温的算术平均值。

平均气温只能粗略地表征特定时期内热量总量和气温的一般水平，却不能反映特定时期内温度的实际变化和极端情况。两地的年平均气温可能相近，但气温的年变化可能很不相同。为了更确切地表征某地气温的年变化规律，人们提出了极端温度的概念。

1-2　极端温度

极端温度从某一时段内空气温度改变的幅度上反映气温的变化状况，常用最高温度、最低温度和温度振幅来表示。最高温度是指给定时段内空气所达到的最高温度，如日最高温度、月最高温度和年最高温度等。最低温度是指给定时段内空气所达到的最低温度，如日最低温度，月最低温度和年最低温度等。极端温度是指一定时段内空气所达到的的最低温度和最高温度的总称。将一定时段内空气最高温度和最低温度之差，或最高和最低的平均温度之差，称为该时段的温度较差或温度振幅。

最高温度、最低温度及温度振幅是对空气平均气温特征值的重要补充。知道了各个月份的最低温度，才能综合评价作物和果树的越冬条件，判断春季终霜和秋季初霜的日期。冬季逐日最高温度的资料，可反映出土壤化冻的频率及其强度。夏季最高温度可反映出高温日数的多少和作物灌浆期的环境状况和籽粒受危害的情况。

温度的日较差和年较差可表征气候的大陆性程度，海洋性气候温度的年较差较小，而大陆深处则相当大，大陆性气候下温度日较差可达 15～20℃。温度较差还是反映农田热量状况的重要指标。

2 植物生长对温度的要求——积温

植物生长发育的其他条件都得到满足以后，温度就成为其主要的限制因素。在一定的温度范围内，温度与植物的生长是成正相关的。只有当气温积累到一定的总和时，植物才能完成其完整的生活周期。这个温度总和称为积温，积温表示的是植物整个生长期或某一发育阶段对热量

的总要求。

2-1 活动积温

每种植物都有一个生长发育的下限温度称生物学最低温度或生物学零度,一般来说,植物的生物学最低温度就是植物三基点温度的最低温度。不同作物发育的生物学最低温度是不同的。春小麦5℃,玉米10℃,棉花13℃(南方品种15℃)。气温低于生物学最低温度植物停止生长,但不一定死亡,只有高于生物学最低温度,植物才能生长发育。因此,将高于生物学最低温度的日平均温度称为活动温度。植物某一发育时期或整个生长发育过程中活动温度的总和,称为活动积温。不同的植物,同一植物的不同品种,植物不同的发育时期所要求的活动积温是不同的(表8-3)。生产上必须根据当地气候带的热量资源情况采取相关的保障措施,以满足作物生长对温度的需求。

表8-3 几种作物所需大于10℃的活动积温

	早熟型/℃	中熟型/℃	晚熟型/℃
水 稻	2400～2500	2800～3200	
棉 花	2600～2900	3400～3600	4000
冬小麦		1600～2400	
玉 米	2100～2400	2500～2700	＞3000
高 粱	2200～2400	2500～2700	＞2800
大 豆		2500	＞2900
谷 子	1700～1800	2200～2400	2400～2600
马铃薯	1000	1400	1800

2-2 有效积温

为了更确切地反映植物对热量的需求,生产上还常使用有效积温。高于生物学最低温度的日平均温度与生物学最低温度之差称为有效温度,植物某一发育时期或整个生长发育过程中有效温度的总和,称为有效积温。计算大于10℃的有效积温时,计算出每天的活动温度(日平均温度与10℃之差),然后将每天的活动温度累加起来即可。

活动积温包含了低于生物学下限温度的那一部分无效积温,温度越低,无效积温的比例越大,农业生产的真实性就越差。有效积温比较稳定,能确切地反映植物对热量的要求。各种植物不同发育期的有效积温是不同的(表8-4),说明不同植物生长发育对热量的需求不同。

表8-4 几种生物主要发育时期对的要求

植物	发育期	生物学最低温度/℃	有效积温/℃
水稻	播种～出苗	10～12	30～40
	出苗～拔节	10～12	600～700
	抽穗～黄熟	10～15	150～300

续表

植物	发育期	生物学最低温度/℃	有效积温/℃
冬小麦	播种～出苗	3	70～100
	出苗～分蘖	3	130～200
	拔节～抽穗	17	150～200
	抽穗～黄熟	13	200～300
春小麦	播种～出苗	3	80～100
	出苗～分蘖	3～5	150～200
	分蘖～拔节	5～7	80～120
	拔节～抽穗	7	150～200
	抽穗～黄熟	13	250～300
棉花	播种～出苗	10～12	80～130
	出苗～现蕾	10～13	300～400
	开花～裂铃	15～18	400～600

作物某发育时期所需要的有效积温受所处时期温度水平不同的影响，当日平均气温升高到18～20℃后再继续增高时，这一发育时期需要的有效积温也开始增加。植物的发育速度只有当环境温度在生物学最低温度到日平均气温18～20℃范围内，才随着日平均气温的增高而呈直线加快。当环境温度继续升高，植物的发育速度也不再随之加快，甚至可能变慢。将不再使植物发育速度加快的高日平均温度，叫做累赘温度。日平均气温高于20℃的情况下，计算这一发育期间的有效积温，因为是用累赘温度计算得到的，所以其值增大。因此，在计算植物需热指标有效积温时，必须对累赘温度进行订正，即在考虑植物的生物学最低温度的同时，还应该考虑生物学最高温度。

3　温度条件与农业生产

植物生活的温度范围是比较窄的，生物系统中大多数反应都发生在0～50℃的温度范围内，在这一温度范围内生理过程的速度主要决定于温度。

3-1　温度指标

植物体的光合、呼吸、蒸腾、从土壤中吸收养分及其他一些生理过程，只能在一定的温度范围内进行。植物生长发育的温度范围是自生物学最低温度至生物学最高温度，高于生物学最高温度，低于生物学最低温度，植物的生长发育停止。在生物学最低温度和生物学最高温度之间存在最适温度区，在最适温度条件下，作物的生长发育和产量形成进行的最为强烈。生物学最低温度、生物学最高温度和生物学最适宜温度，即为作物生长发育的三基点温度。引起植物死亡的生命活动最低温度和最高温度，称为最低致死温度和最高致死温度。以上这些温度指标，统称为植

物的五个基本温度指标。

不同作物或同一作物不同发育时期,或不同的生物学过程的三基点温度是不同的。农作物病虫害的危害程度及其分布与温度条件有着密切关系。温度条件还在很大程度上影响农业作物的生长发育状况、行为和生产性能。

3-2 种植群落的温度特点

植物群落中气温的垂直分布与群体的上方及没有种植作物的休闲地上方是不同的,群体越密,群体内温度的分布与裸地差异越大。作物群体按其结构、叶量、叶面积、叶片的空间配置情况、高度等可分为许多种类型,不同类型的群体内部的温度分布状况,都有其不同的特点。

在密植农田上土壤完全被遮荫,这时上部叶层成为活动层,它可吸收到达这里的大部分太阳辐射,因此,白天上部叶层温度最高,在群体内形成逆温。晴朗的夜间,上部叶层成了放射层,它比群体下部冷却的要强烈,温度降得最低,遇有秋霜冻时上部叶片首先受害。

如果土壤的植被覆盖度小于 50%,群体内温度的垂直分布与没有植被覆盖的农田差异不大。在这种情况下土壤表层为活动层,因此一天中最高值和最低值均出现在土壤表面。在作物生长初期,或是窄叶直立群体就属于这种类型。

夏天果园里林冠内与行间气温的垂直分布也不相同。高大果树冠内空气温度要比树冠顶部低 2~3℃,比同一高度的行间低 1~2℃。

在保护地内,靠温室效应,气温要比露地高得多。在不加温的日光温室中,白天由于吸收了太阳辐射,室内温度显著增高,可使室内外温差高达 15~20℃。温室内温度状况的特点是温度垂直梯度和日振幅都不很大。因此,为了能使室内温度处在对作物生长发育和产量形成最适宜的范围内,必须进行调控。

气温是植物的重要生活因子之一,考虑气温的影响对种植业尤为重要。农作物新品种的布局,应首先了解这一品种生长的温度范围,生长、发育和产量形成的适宜温度以及从种到成熟需要的积温等。计算作物的播种期和收获期,鉴定冬作物和果树的越冬状况,编制产量预报等,温度状况的资料是必不可少的。

复习思考题

1 土壤空气由哪些成分组成?它与作物生长和土壤养分转化有何关系?
2 什么是土壤导热性?土壤导热性与哪些因素有关?
3 农业生产上经常采用哪些方法调节土壤温度?
4 什么叫空气温度?生产上是怎样表示空气温度状况的?
5 什么叫积温?积温有几种表示法?积温与农业生产有什么关系?

本章小结

土壤空气的组成和热量状况直接影响到植物的种子萌发、出苗、植株形成、开花结果和成熟衰老的整个生长发育过程,土壤空气来源于大气。土壤空气中氧的含量低于大气,CO_2 的浓度高于大气,土壤中的水汽远较大气为高。土壤空气状况直接影响植物

的生长和土壤养分的转化。土壤孔隙度和土壤通气孔隙度决定着土壤的通气性，土壤通气性是土壤气体交换的保证。生产主要通过改善土壤质地结构和增施有机肥来增大土壤通气性。

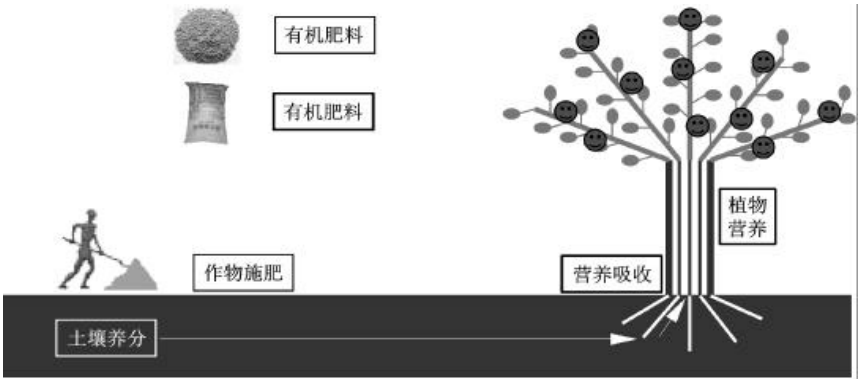
单位体积或单位重量的土壤温度增加1℃时所需的热量数称土壤热容量，土壤热容量的大小反映土壤温度的变化难易程度。土壤热容量越大，土壤升温所需要的热量越多，土温不易升降，温差小；土壤热容量小，土温容易升降，温差大。土壤热容量大小决定于土壤导热性，二者都受土壤固、液、气三相物质组成的比例的影响。土壤热容量和土壤导热性决定着土壤的温度状况。生产上常采用排水散墒、灌溉、向阳垄作、温室效果、覆盖、风障栽培和防风林等措施调节土壤的温度状况。

空气温度的变化直接影响植物的分布和生长发育，生产上主要采用平均温度和极端温度来表示空气温度状况。一定温度范围内，温度与植物的生长是成正相关的，只有当气温积累到一定的总和时，植物才能完成其完整的生活周期，这个温度总和称为积温，积温表示的是植物整个生长期或某一发育阶段对热量的总要求。

高于生物学最低温度的日平均温度称为活动温度。植物某一发育时期或整个生长发育过程中活动温度的总和，称为活动积温。高于生物学最低温度的日平均温度与生物学最低温度之差称为有效温度，植物某一发育时期或整个生长发育过程中有效温度的总和，称为有效积温。有效积温比较稳定，能确切地反映植物对热量的要求。

农业种植群落的特点直接影响群体内外的温度状况。合理布局作物种植类型，形成适宜的温度环境，是植物生长发育、农业增产增收的有效措施之一。

第九章　植物生长与养分



目的要求：了解植物营养元素的种类、生理作用及植物吸收的机制，认识土壤养分的特点和施肥规律，掌握各种化肥和有机肥的特性和鉴别使用方法。

学习要点：植物体内的化学元素，植物必须营养元素的种类及其生理机能，根对养分的吸收，叶片对养分的吸收，营养元素间的相互作用，影响植物吸收养分的环境因素，作物连续性，作物营养阶段性，作物营养临界期，作物营养最大效率期，土壤中氮、磷、钾的含量、形态和转化，氮、磷、钾及各种微量元素的性质、在土壤中的转化及施用方法，作物的施肥原理，肥料的施用方法，配方施肥的概念及应用。

技能培训：土壤碱解氮含量测定，土壤速效磷含量测定，土壤速效钾含量测定，常见化肥鉴定。

植物营养是施肥的理论基础，合理施肥应该按照植物的营养特征，结合气候、土壤和栽培技术等因素进行综合考虑。也就是说，施肥要把植物体内在的代谢作用和外界环境条件结合起来，运用现代科学辩证地研究它们之间的相互关系，从而找出合理施肥的理论依据及其技术措施，以便指导生产，发展生产。

第一节　植物生长与营养

植物不断地从土壤吸收营养物质以满足其自身生长发育的需要，植物

吸收的元素参与植物体结构和重要化合物的组成、参加酶促反应和能量代谢、缓冲或调节植物的生理代谢过程。养分充足，各种元素配比适当，植物生长发育良好，作物产量和品质提高。营养不良作物生产将会受到严重影响。

1 植物体内的化学元素

植物体内的元素组成十分复杂，一般新鲜植物体内含有 75%～95%的水分和 5%～25%的干物质。植物体内水分含量的多少，常因植物种类和组织器官的不同而有所差异。将新鲜植物烘干后剩下的干物质中，绝大部分是有机化合物，约占 95%，其余的 5%左右是无机化合物。干物质经燃烧后，有机物被氧化分解并以气体的形式逸出。据测定，以气体的形式逸出的主要是 C、H、O、N 四种元素，残留下来的灰分的组成却相当复杂，包括 P、K、Ca、Mg、Cl、Si、Na、Co、Al、Ni 和 Mo 等 60 多种化学元素。这 60 多种化学元素并不都是植物生长发育所必需的，因为植物对化学元素的吸收，除决定于它的营养特征外，还与环境条件有关，如土壤溶液中含有高浓度的 Na^+ 时，植物将被动地吸收 Na^+，并在其体内积累，而实践证明，Na^+ 并不是所有高等植物生长发育所必需的，对于大多数高等植物来说，它只是被偶然吸收的。因此，只分析植物体的化学组成还是不够的，还必须分清哪些元素是植物必需的，哪些是偶然进入植物体的。

2 植物生长必需营养元素

2－1　判断植物必需营养元素的标准

判断某种元素是否为植物生长发育所必需，并不是根据它在植物体内含量的多少，而是根据它在植物体内所起的营养作用。必需营养元素应符合三个标准：这种元素是完成植物生活周期所不可缺少的，如果缺乏，植物不能正常生长发育；该元素缺乏时，植物将呈现专一的缺素症，其他化学元素不能代替其作用，只有补充后才能恢复或预防；在植物营养上具有直接作用的效果，而不是由于它改善了植物生活条件所产生的间接效果。

2－2　植物的必需营养元素

根据以上三个标准，通过营养液培养法，在营养液中系统地减去植物灰分中的某些元素，如植物不能正常生长发育，则证明减去的元素无疑是必需的。到目前为止，已经确定植物生长发育所必需的营养元素共有十六种，它们是 C、H、O、N、P、K、Ca、Mg、S、B、Mn、Mo、Zn、Cu、Fe 和 Cl。除此之外，还有某些元素对某些植物的生长有良好的作用，甚至是不可缺少的，如 Si 对水稻是必需的，Na 对甜菜、Se 对紫云英是有益的。因为它们还没有被证明是所有高等植物生长发育的必需元素，因此将它们称为有益元素。

十六种必需营养元素中，由于植物对它们的需要量不同，又可分为大量元素和微量元素，大量营养元素一般占植物干物质重量的百分之几十到千分之几，它们是 C、H、O、N、P、K、Ca、Mg 和 S，微量营养元素的含量只占干物质重量的千分之几以下，它们是 B、Mn、Mo、Zn、Cu、Fe 和 Cl。

从来源上看,C、H、O 三种元素来自于空气和水,其余 13 种均来自于土壤 (豆类作物可固定一定数量的空气氮) ,因此土壤养分状况对作物生长和产量有着直接影响。其中 N、P、K 三种营养元素由于植物的需要量大,土壤中含量低,常常需要施肥来加以补充,因此被称为植物营养三要素或肥料三要素。

3 植物营养元素的生理作用

植物体内必需的营养元素在植物体内不论数量的多少,都是同等重要的,任何一种营养元素的特殊功能都不能被其他元素所代替,这就是营养元素的同等重要律和不可代替律。各种营养元素在植物体内的生理机能有其独特性和专一性。

3-1 氮的生理机能

氮是蛋白质和核酸的组成成分,蛋白质平均含 N 量为 16%～18%,核酸中含 N15%～16%,核酸与蛋白质构成核蛋白,共同影响植物生理活动和生长发育。氮是叶绿素的组成成分,作物缺 N,叶绿素减少,光合作用减弱。植物体内的一些维生素如 B_1、B_2、B_6 等都含有氮素,生物碱如烟碱、茶碱等也含有氮素,它们参与多种生物转化过程。

3-2 磷的生理机能

磷是核酸、核蛋白、磷脂、植素、腺三磷 (高能磷酸化合物) 等物质的组成成分。核酸与蛋白质是生命物质的主体,磷脂是膜的基本结构物质,植素是植物体内磷的贮藏形式,腺三磷借助高能磷酸键贮备大量的潜能。磷广泛存在于辅酶 Ⅰ、辅酶 Ⅱ、辅酶 A、黄素酶、氨基转移酶等各种酶中,影响植物体内的糖类、蛋白质、脂肪等多种代谢过程。磷能促进根系发育,增加吸收面积,提高植物抗旱性。磷能促进糖代谢,提高原生质中还原性糖的含量,增强植物的抗寒能力。磷能提高作物的缓冲能力,提高植物对外界酸碱变化的适应能力。磷还能改善作物产品的质量,提高大豆蛋白质含量,甜菜、葡萄的糖含量,马铃薯、甘薯的淀粉含量以及油料作物的脂肪含量等。

3-3 钾的生理机能

钾是植物体内多种酶的活化剂,促进多种代谢反应,有利于作物的生长发育。钾供应充足,植物光合磷酸化作用效率提高,CO_2 进行同化作用加强。钾能促进糖、氨基酸、蛋白质和脂肪代谢,影响植物体内有机物的代谢和运输。钾能通过提高作物体内糖含量增强植物的抗寒性,通过调节气孔的开闭运动提高植物的抗旱性和细胞的持水能力,通过提高植物体内纤维素的含量增强细胞壁的机械组织强度,增强植物抗倒伏和抵抗病虫害的能力。

3-4 钙、镁、硫的生理机能

钙是细胞壁的结构成分,对于提高植物保护组织的功能和植物产品的耐贮性有积极的作用;钙与中胶层果胶质形成钙盐而被固定下来,是新细胞形成的必要条件;钙能促进根系生长和根毛形成,增加对养分和水分的吸收。镁是叶绿素的构成元素,位于叶绿素分子结构的卟啉环中间;镁又是许多酶的活化剂,促进植物体内的新陈代谢。硫是蛋白质和许多酶的组成成分,与呼吸作

用、脂肪代谢和氮代谢有关，而且对淀粉合成也有一定的影响。硫还存在于一些如维生素 B_1、辅酶 A 和乙酰辅酶 A 等生理活性物质中。

3-5　微量元素的生理机能

硼　硼与糖形成硼-糖络合物，促进植物体内糖类的运输；缺硼时花器官发育不健全；硼能抑制组织中酚类化合物的合成，保证植物分生组织细胞正常分化。

铁　铁是吡咯形成时所需酶的活化剂，吡咯是叶绿素分子组成中卟啉的来源；铁是铁氧还蛋白的重要组成成分，在光合作用中起电子传递的作用；铁还是细胞色素氧化酶、过氧化氢酶、琥珀酸脱氢酶等许多氧化酶的组成成分，影响呼吸作用和 ATP 的形成。

> 动脑筋
> 土壤并不缺肥，作物却表现出明显的缺肥症状，为什么？

锌　锌是植物体内谷氨酸脱氢酶、苹果酸脱氢酶、磷脂酶、二肽酶、黄素酶和碳酸酐酶等多种酶的组成成分，对体内物质的水解，氧化还原反应和蛋白质合成及光合作用等起重要的作用；锌能促进吲哚和丝氨酸合成色氨酸，色氨酸是吲哚乙酸的前身。

锰　锰是柠檬酸脱氧酶、草酰琥珀酸脱氢酶、α-酮戊二酸脱氢酶、柠檬酸合成酶等许多酶的活化剂，在三羧酸循环中起重要作用；锰是羟胺还原酶的组成成分，影响硝酸还原作用；锰通过 Mn^{2+} 和 Mn^{4+} 的变化影响 Fe^{3+} 和 Fe^{2+} 的转化，调整植物体内有效铁的含量；锰以结合态直接参与光合作用中水的光解反应，促进光合作用。

钼　钼是植物体内硝酸还原酶的组成成分，促进植物体内硝态氮的还原；钼是固氮酶的成分，直接影响生物固氮；钼能抑制磷酸脂和磷酸酶的水解，影响无机磷向有机磷的转化。

铜　铜是植物体内多酚氧化酶、抗坏血酸氧化酶、吲哚乙酸氧化酶等多种氧化酶的组成成分，影响植物体内的氧化还原过程和呼吸作用；铜是叶绿体中许多酶的成分，影响光合作用；脂肪酸的去饱和作用和羟基化作用，需要有含铜酶的催化。

复习思考题

1　如何确定哪些元素是植物必需营养元素？
2　必需营养元素的同等重要律和不可代替律的含义是什么？
3　现已确定的植物必需营养元素有哪些？什么是植物营养三要素？
4　简要回答 N、P、K、B、Mn 和 Zn 等元素的生理机能。

第二节　植物对养分的吸收

养分是植物生长发育的基础，土壤是植物养分的主要来源，植物从土壤、水和大气中获取营养物质。植物根系是吸收营养物质的主要器官，其吸收的营养称为植物的根部营养。植物叶片和茎杆也可与外界环境进行物质和能量的交换，称植物的根外营养。

根对养分的吸收

1-1　根吸收养分的部位

植物离体根的研究表明，根部吸收养分最多的部位是根尖的分生区。内皮层的凯氏带尚未分化出来，而韧皮部和木质部都开始了分化，初步具有了输送养分和水分的能力。生理活性上，也是根部组织生长最快，呼吸作用旺盛，质膜正急剧增加的地方。根部的另一个重要吸收部位是根毛，它是根系旺盛吸水的区域，根毛的出现，大大增加了根系的吸收面积。

> 动脑筋
> 农业生产要求将肥料施在作物根的周围且有一定的深度，为什么？

1-2　根系吸收养分的特点

1-2-1　根系吸收养分的形态

植物根系吸收养分的形态有气态、离子态和分子态。气态养分包括 CO_2、O_2 和水汽等。主要通过扩散作用进入植物体内，也可由叶片气孔经由细胞间隙进入叶内。水溶性离子态养分是植物根系吸收养分的主要形态，矿质养分和氮素几乎都是以离子态形式被吸收的，如 NH_4^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}、Fe^{2+}、Cu^{2+}、Zn^{2+}、NO_3^-、$H_2PO_4^-$、SO_4^{2-}、Cl^- 和 MnO_4^{2-} 等。植物根系也吸收少量分子态有机养分，主要是一些小分子有机物，如尿素、氨基酸、酰胺、生长素、维生素和抗生素等。土壤中被吸收的有机分子种类不多，而且不如离子态养分易于进入植物体，大多有机物都须经过微生物分解，转变为离子态养分后，才能大量被植物吸收利用。

1-2-2　根系吸收水分和养分是不同的过程

植物对矿质元素的吸收和根系吸水是同时进行的，但矿质元素并不是被动地随着水一起从土壤中被带入植物根内，二者没有直接相关关系。植物对矿质元素和水吸收的机制不同，吸水的动力是根压和蒸腾拉力，矿质元素的吸收则是一个复杂的主动吸收过程，需要能量消耗。化学分析已经证明，植物体内的矿质元素成分和含量与土壤中成分和含量并不相同，细胞内矿质元素含量可能高出土壤中几倍，吸收过程仍然进行。

1-2-3　根系对养分的选择吸收

如果只用某种单一的盐溶液培养植物，不久植物便会呈现不正常状态，最后死亡。即使该单盐溶液是植物必需的营养元素，其浓度也适合，毒害也会发生。对一种离子吸收过多会导致植物死亡的现象称单盐毒害。植物只能在含有适当比例的多种必需盐溶液中才能正常生长发育，这种对植物生长良好而无毒害作用的溶液称平衡溶液。

植物对同一种盐的阳离子和阴离子的吸收是不相等的，是有选择性的。通常条件下，植物对 N 的需要量远远多于 S，因此对 $(NH_4)_2SO_4$ 溶液中的阳离子（NH_4^+）吸收量多，而大量的阴离子（SO_4^{2-}）则留在

> 动脑筋
> 长期施用化肥为什么会使土壤板结，而提倡多施有机肥，为什么？

溶液中，增加了土壤溶液的酸性，土壤施用 $(NH_4)_2SO_4$ 的结果使土壤酸性增强，故称 $(NH_4)_2SO_4$ 为生理酸性盐。对 $NaNO_3$，植物吸收阴离子 (NO_3^-) 多于阳离子 (Na^+)，结果使土壤溶液中 Na^+ 增多而变碱，故 $NaNO_3$ 称为生理碱性盐。而对 NH_4NO_3，植物吸收其阳离子 (NH_4^+) 和阴离子 (NO_3^-) 的量相近，不改变介质 pH，故称生理中性盐。

1-3　根系吸收养分的过程

土壤养分被根系吸收，首先是养分与根系的接触，土壤养分一般以三种方式向根表面迁移，来完成这种接触过程。

1-3-1　截取

当根系，尤其是数目很多的根毛与土壤中养分直接接触时，就可以获得养分。这种根系伸展于土壤中直接获取养分的方式称为截取。但是，土壤颗粒与根的接触面积毕竟有限，截取量还是很少的，据推算还不到根系吸收养分总量的 10%。所以，仅靠截取获得的养分，远远不能满足植物的生育需要，还必须通过扩散和质流获取更多的养分。

1-3-2　离子扩散

扩散是在土壤溶液中某种养分浓度出现差异时所引起的养分运动。这种作用使养分由浓度高向浓度低的区域运动，最后趋于平均分布。由于植物根系对养分的吸收，使根表土壤溶液中养分的浓度相对降低，在根表土壤与周围土体之间产生养分浓度梯度，使土壤养分沿着浓度梯度由周围土体向根表土壤运动。这一过程持续进行，养分便不断向根表扩散迁移。

1-3-3　质流

由于植物的蒸腾作用所引起的土壤养分随土壤水分由周围土体向根表土壤运动的养分迁移方式称为质流。当植物蒸腾作用消耗了根表土壤中大量的水分以后，根表土水势由于水分的减少而必然降低，但根表四周土水势却比较高，两者之间形成水势差。这种水势差必然使水分从土体四周流向根表土壤，以补充根系周围水分的亏缺。这样溶解于水分中的养分也随之移至根表土壤，以补充消耗的养分。

扩散和质流是使土体养分移至根表的主要因素，但在不同情况下，这两个因素对养分移动所起的作用并不完全相同。一般认为，在长距离内，质流是补充根表土壤养分的主要形式，而在短距离内，以离子扩散补充根系土壤养分更为重要。从养分在土壤中的移动性来讲，氮素移动性较大，主要靠质流移至根表，而对于移动性较小的磷、钾，只有一小部分是由质流输送到根部的，大部分供应的钾和几乎全部的磷，都是由扩散作用到达根部的。

土壤养分到达根表以后，还需要经过复杂的生物学过程，才能主动或被动的进入根内。

1-4　根部对无机养分的吸收

无机离子和根表接触以后，必须通过三个步骤才能进入木质部向地上部运输。第一步是进入自由空间，第二步是通过原生质膜，第三步是输入木质部导管。

1-4-1　进入自由空间

自由空间又称外层空间或表观自由空间，是指植物某些器官的组织和细胞内，允许外部溶液通过自由扩散进入的那些部分。根部外层空间位置，一般认为在皮层中薄壁细胞的细胞间隙或壁膜间以及表皮细胞壁内。进入自由空间的溶液很快与外部溶液达到平衡，离子进出没有选择

性,当外部溶液浓度改变时,还可以扩散出去,是外部溶液与组织内相互连贯的一条自由通道。离子无选择地进入根内,由于凯氏带的存在仅能到达内皮层。但离子进入自由空间,大大地增加了离子与原生质膜的接触面积,为主动吸收和被动吸收提供了有利条件。

1-4-2 通过原生质膜

人们通常认为离子以三种方式通过原生质膜,即被动吸收、主动吸收和胞饮作用。被动吸收是离子在膜内外电位差或浓度差的作用下,通过原生质膜,由膜外进入到膜内的过程,也称为离子扩散作用。被动吸收是一种物理过程,不需要代谢能量,但受膜内外浓度差和电位差的影响。主动吸收是细胞对溶质逆电化学势梯度的吸收,它受代谢作用的控制,必须消耗能量,故这种吸收方式称为代谢吸收。当离子或其他物质遇到膜后,膜也可能向内陷入包围这些物质形成小泡囊,并连泡膜一起,脱落到细胞内,泡膜溶化后释放出内溶物,这种吸收物质的作用称胞饮作用,胞饮作用没有选择性,不仅吸收无机养分,对氨基酸、酰胺、核苷酸、核酸等有机分子也吸收。

1-4-3 输入木质部导管

离子通过原生质膜,进入了细胞里,各细胞之间有胞间连丝相连,离子可以进入另一个细胞。要运到木质部导管则还要经过维管柱薄壁组织的传递细胞进行横向短距离运输,然后在木质部中向地上部运输。

叶片对养分的吸收

除根部以外,植物还可以通过叶片或幼茎等器官吸收养分,称为根外营养或叶部营养。

2-1 根外营养的机制

叶片对有机及无机养分的吸收 叶片吸收养分的形态和机制与根部类似。影响外部溶液进入叶内的主要障碍是叶面具有一层均一的角质膜,而溶液通过角质膜的多少或快慢与角质膜腊质的化学成分有关。蜡质是一类复杂的有机混合物,主要化学成分是高碳脂肪酸和高碳一元醇,这类化合物的分子间隙可让与水分子大小相近的物质通透。外部溶液通过这种空隙到达质膜,以后通过质膜进入叶细胞内的过程与根部类似。在这些空隙内由于脂肪酸等羧基的解离,带有负电荷,对阳离子的通透有利,因此,叶部吸收以阳离子养分较多。叶表面外部还有与内部亲脂性基相连的蜡状突起物,可使非极性的脂溶性物质进入表皮细胞。近来研究,在表皮细胞壁的外壁、孔道细胞中以及叶基部周围、叶脉上、下表皮细胞等都呈现有较多的微细结构,外质连丝是一种不含原生质的纤维孔隙,能使细胞原生质与外界直接联系,这种外质连丝能作为角质膜到达表皮细胞原生质膜的一条通路。由于下表皮孔隙较多,所以比叶片的上表皮更容易通过溶液。

叶片对 CO_2 的吸收 叶片从空气中吸收 CO_2,主要经由气孔进入叶内,通过细胞间隙及叶肉细胞的表面,进入叶绿体,进行光合作用。由于光合作用的进行,CO_2 被固定,该处 CO_2 的浓度降低,就产生了向叶绿体的 CO_2 流,使 CO_2 继续被吸收固定。

2-2 叶部营养的特点

2-2-1 直接吸收

叶部营养直接供给作物养分,可防止养分在土壤中的固定。一些易被土壤固定的元素如

Ca^{2+}、Fe^{2+}、Mn^{2+}、Zn^{2+} 等，通过叶部喷施能够避免其在土壤中的固定作用，直接供给作物需要。某些生理活性物质，如赤霉素、维生素 B_3 等，施入土壤易转化，采用叶部喷施能克服这种缺点。在寒冷或干旱的地区，通过土壤施肥不能取得良好效果时，采取叶部追肥能及时供给作物养分。

2-2-2　吸收转化快

叶部对养分的吸收转化比根部快，能及时满足作物的需要。将 ^{32}P 涂于棉花叶部，5 min 后，各器官已有相当数量的 ^{32}P，根、茎生长点和嫩叶中增加强烈，10 min 后，^{32}P 积累达到最高点，而根部施肥 15 昼夜后，^{32}P 的分布和强度，仅接近于叶部施用后 5 min 时的情况。由于叶部施肥的吸收和转化速度快，可作为及时防治某些缺素症和作物因遭受自然灾害而需要迅速供给养分时的补救措施。

2-2-3　直接影响体内代谢

叶部营养直接影响作物的体内代谢，有促进根部营养，提高作物产量和改善品质的作用。叶部追肥能提高光合作用和呼吸强度，显著地促进酶促反应，直接影响作物体内一系列重要的生理活动，同时也改善了作物对根部有机养分的供应，增强根系吸收养分和水分的能力。

2-2-4　经济有效

作物对微量元素的需要量少，微肥的施用量也少，通过叶面喷肥就可以满足作物对微量元素量的需要。微量元素大多在土壤中易被固定，由于用量少又很难施得均匀，通过叶面喷肥就可以克服土壤施用微肥的这些缺点。对大量元素而言，由于作物需要量大而很难满足作物在数量上的需要，叶面施肥仅能作为解决特殊问题时的辅助性措施。

3　营养元素间的相互关系

植物对某离子的吸收，除了受环境因素的影响之外，还要受其他离子作用的影响。营养离子间的相互关系可分为两种类型，即离子间的拮抗作用和协助作用。

3-1　离子间的拮抗作用

溶液中一种离子的存在抑制作物对另一种离子的吸收称为离子间的拮抗作用。离子间的拮抗作用主要表现在阳离子与阳离子之间或者阴离子与阴离子之间，产生拮抗作用的原因是多方面的，水合半径相似的离子往往因竞争载体上专一的结合位置而拮抗。K^+、Rb^+、Cs^+；Ca^{2+}、Ba^{2+}；Cl^-、I^-、Br^-；$H_2PO_4^-$、OH^-、NO_3^- 等相互间的拮抗作用即是因为这一原因。任意提高膜外某一种阳离子的浓度，如提高 Ca^{2+} 的浓度，就会有更多的 Ca^{2+} 进入细胞内，这必然会影响对其他阳离子的吸收。

实践证明，Ca-Mg 拮抗，P-Zn 拮抗，多施磷肥诱发缺锌。K-Fe 拮抗，水田施钾肥明显影响 Fe^{2+} 的吸收，因此钾可以防止水稻黑根。Ca-B 拮抗，施钙可以防止硼的毒害作用。K-Ca 拮抗，当苹果皮中 K/Ca 或 $(K+Mg)/Ca>10$ 时，可能发生水心病，喷施 $CaCl_2$ 可减轻病害，施钾肥后加重病情。K-Mg 拮抗，K^+ 多影响对 Mg^{2+} 的吸收，但 Mg^{2+} 对 K^+ 的吸收无拮抗作用。

3-2　离子间的协助作用

溶液中一种离子的存在促进植物对另一种离子的吸收的作用称为离子间的协助作用。根据

维茨的研究，溶液中 Ca^{2+}、Mg^{2+}、Al^{3+} 等二、三价离子，特别是 Ca^{2+} 能促进 K^+、Br^-、Rb^+ 的吸收。通常把这一作用称为“维茨效应”。值得注意的是吸收到根内的 Ca^{2+} 并无此促进作用，说明 Ca^{2+} 的作用是影响质膜而并非影响代谢。实验证明，Ca^{2+} 能影响质膜的性质，降低质膜的透性，影响水合半径大的离子如 Na^+ 的吸收。而水合半径较小的 NH_4^+、K^+ 就容易透过。再有氮能促进磷的吸收，阴离子如 NO_3^-、$H_2PO_4^-$、SO_4^{2-} 等均能促进阳离子的吸收。此外还有 K－Zn 相助，施钾肥后，有助于减轻 P－Zn 拮抗现象；K－B 协助；P－Mo 协助等。

这里需要说明的是离子间的相互作用是复杂的，在某一浓度下是拮抗，在另一浓度下又可能是协助，不同作物反应也不相同，这是因为不同植物对营养元素的需求量是有一定的比例关系的，如果破坏这种比例关系，就会影响作物的正常生长发育，影响产量和品质。

影响植物吸收养分的环境条件

4－1　影响根系吸收养分的环境条件

4－1－1　温度

根系吸收养分要求适宜的土壤温度为 15～25℃。在 0～30℃范围内，随着温度的升高，根系吸收养分的速度加快，吸收的数量也增加。低温时由于根部呼吸强度降低，代谢弱，供给能量少而影响主动吸收。高温时则由于酶的钝化以及根系的木栓化，同样影响根部代谢，使其吸收矿质养分的绝对数量减少。但不同作物对温度上限的反应不尽相同，棉花、花生、水稻可达 35℃，有的可能还更高一些。

4－1－2　通气

土壤通气性的好坏，直接影响根系的呼吸作用。根系对养分的主动吸收是以呼吸作用为其代谢基础的，通气性好，作物有氧呼吸旺盛，释放的能量多，吸收养分多。通气性不好，则作物有氧呼吸受抑制，释放的能量少，吸收的养分少。

4－1－3　土壤酸碱反应

碱性条件下，土壤溶液渗透压高，影响根的吸收能力。过多的 Na^+ 会腐蚀根组织，使其变性。酸性条件下，土壤中有效养分含量减少，会引起 H^+、Al^{3+} 中毒，H^+ 过多使细胞变性。因此，绝大多数作物，只有在中性和微酸性条件下，才有利于养分的吸收和生长。土壤的酸碱反应，也影响植物吸收养分的形态，在酸性介质中，作物吸收阴离子的数量多于阳离子，而在碱性介质中，吸收阳离子多于阴离子。

4－1－4　土壤水分

水分是化肥的溶剂和有机肥矿化的必要条件，养分的扩散和质流，根系对养分的吸收，都必须通过水分才能完成。土壤水分缺乏，引起土壤渗透压过高，水分过多，一方面使养分浓度过稀，另一方面造成土壤 O_2 供应不足，不利于养分的吸收。

4－1－5　根的营养特性

不同类型作物的根系，对不同离子的吸收能力是不同的。大豆属于直根系，阳离子代换量大，对 Ca^{2+}、Mg^{2+} 的吸收能力强，对 K^+ 的吸收能力差。麦类的根系，阳离子交换量小，对 Ca^{2+}、Mg^{2+} 吸收能力差，对 K^+ 的吸收能力强。根的营养特性不同，也影响对养分的吸收。

4-2　影响叶部营养的条件

4-2-1　溶液的组成

溶液的组成决定于叶部追肥的目的，同时也要考虑到各种成分的特性。P、K 对糖类的合成，运转有密切的关系，故喷 P、K 能提高马铃薯、甘薯、甜菜的产量，后期喷磷能使禾谷类作物早熟。棉花苗期因受低温的影响，根系吸收能力弱，喷施尿素可增大叶面积，加强光合作用。在选用具体肥料时，还要考虑到肥料的各种成分和吸收速率，就 N 肥来说，尿素＞硝酸盐＞铵盐。就钾肥来说，KCl＞ KNO_3 ＞ K_2HPO_4 。

4-2-2　溶液浓度及反应

一定浓度范围内，营养物质进入叶片的速度和数量，随浓度的增加而增加，在叶片不受肥害的前提下，要适当提高浓度。需要说明的是，尿素的吸收速度与浓度无关，并比其他离子快 10 倍甚至 20 倍，而且在喷施生理活性物质和微量元素时，在溶液中加配尿素，会加速叶片对生理活性物质和微量元素的吸收，喷施大量元素时加配尿素，也具有同样的效果。调节溶液的 pH，可提高叶部营养的效果，如果主要供给阳离子时，溶液调至微碱性，如果主要供给阴离子时，溶液则应调至微酸性。

4-2-3　溶液湿润叶片时间

试验表明，喷肥后保持叶片湿润的时间在 30 min 至 1 h 内，吸收的速度快，吸收量大，余下未被吸收的部分，还可逐步被吸收利用。因此，要求喷肥时间以傍晚和清晨为最好，可防止叶面很快变干。同时使用“湿润剂”，可降低表面张力，延长溶液湿润叶片的时间。

4-2-4　叶片类型

双子叶植物如棉花、油菜、豆类、薯类等，叶面积大，角质膜薄，溶液中的养分易被吸收。单子叶植物如水稻、小麦、玉米等叶面积小，角质膜厚，溶液中养分吸收困难，在这类作物上根外追肥应加大浓度。从叶片结构来看，叶片上表皮组织下是栅栏组织，细胞排列紧密，孔道细胞少，下表皮组织内是海绵组织，细胞排列疏松，间隙大，孔道细胞多，故喷施叶的背面较好。

4-2-5　喷施部位和次数

各种营养元素进入植物体后，其移动性是不同的。移动性强的元素如 N、P、K、S 和 Cl 等，根外追肥时对喷施部位的要求不很严格。但在喷施不易移动的元素时，如 Fe、Zn、Mn、Cu、Ca、B 和 Mo 等，对喷施部位的要求比较严格，一般只有喷在新叶上，才有较好的效果，并且必须增加喷施次数。通常每隔一定时间连续喷洒的效果，优于一次喷洒的效果，但也不宜喷施次数过多，以免增加劳力，增大成本。

5　作物各生长期的营养特性

5-1　作物营养连续性和作物营养阶段性

作物从种子萌发到种子形成的整个生长周期内，要经历许多不同的生长发育阶段。在这些阶段中，除前期种子营养阶段和后期根系停止吸收养分的阶段以外，其他阶段都要通过根系从土壤中吸收养分。植物通过根系从土壤中吸收养分的整个时期，就叫做植物的营养期。在此期内

需要根系不间断地从土壤中吸收养分,称为植物营养的连续性。植物的整个营养期内,包括着各个营养阶段,这些不同的营养阶段对营养条件如营养元素的种类、数量和比例等,都有不同的要求,这就是植物营养的阶段性。

动脑筋
什么阶段是作物追肥的最佳时期呢?

施肥时,即要满足作物营养连续性的要求,又要满足作物营养阶段性的要求。也就是说,在施肥时既要使植物在整个营养期内都能够吸收到足够的养分,同时还要考虑到各营养阶段的不同特点,做到基肥、种肥、追肥相结合,以满足植物的营养要求,从而达到优质、高产、低成本、高效的目的。植物在不同生育期,其营养要求是不同的。某种营养条件在植物某个生育期内可能是正常的,但在另一个生育期内可能是不正常的。

一般作物吸收三要素的规律是:生长初期吸收的数量和强度都较低,随着生长期的推移,对营养物质的吸收逐渐增加,到成熟阶段,又趋于减少。不仅各种作物吸收养分的具体数量不同,而且养分的种类和比例也有区别。冬小麦吸收 N、P、K 的比例为 3∶1∶3,棉花为 1∶0.4∶0.93。不同作物吸收养分高峰也是有差别的,小麦在拔节期、棉花在现蕾开花期为氮素吸收高峰。作物营养期间,对养分的要求,有两个极其重要的时期,一是作物营养临界期,另一个是作物营养最大效率期,如能及时满足这两个重要时期对养分的要求,就能显著提高产量。

5-2　作物营养临界期

作物生育过程中,常有一个时期,对某种养分的要求在绝对数量上虽不多,但很敏感,需要迫切,此时如缺乏这种养分,对植物生育的影响极其明显,并由此而造成的损失,即使以后补施该种养分也很难纠正和补充,这一时期就叫植物营养临界期。

大多数植物的磷素营养临界期都在幼苗期,棉花在出苗后 10～20 天,玉米在出苗后一星期左右(三叶期)。作物氮素营养临界期则常比磷稍向后移,通常在营养生长转向生殖生长的时期,冬小麦在分蘖和幼穗分化期,棉花在现蕾初期,玉米在幼穗分化期。

5-3　作物营养最大效率期

在植物生长发育过程中,还有一个时期,植物需要养分的绝对数量最多,吸收速率最快,所吸收的养分能最大限度地发挥其生产潜能,增产效率最高,这就是植物营养最大效率期。此期往往在作物生长的中期,此时作物生长旺盛,从外部形态上看,生长迅速,作物对施肥的反应最为明显。玉米氮素最大效率期在大喇叭口期到抽雄初期,小麦在拔节到抽穗期,棉花在开花结铃期,苹果结果树在花芽分化期,大白菜在结球期,甘蓝在莲座期。

作物营养临界期和最大效率期是作物营养和施肥的两个关键时期,在这两个阶段内,必须根据作物本身的营养特点,满足作物养分状况的要求,同时还必须要注意作物吸收养分的连续性,才能合理地满足作物的营养要求。

复习思考题

1　植物吸收养分的形态有哪些？
2　养分在土壤中如何迁移？
3　影响植物根系吸收养分的因素有哪些？
4　叶部营养有何特点？
5　农业生产为什么要在种肥的基础上，先施底肥，保证追肥？

土壤化验员

植物是土壤性质的义务化验员，根据土地上生长的植物种类，就可判断出土壤的类型。如果看到土地上生长有杜鹃、杉木、铁芒萁等植物时，说明土壤是酸性的，应种植马尾松、茶等喜酸性植物。能使蜈蚣草、蓖子草等植物生长良好的土壤是钙质土壤，种植柏树、油桐、玉米和大豆是最好的选择。若是土地上有碱蓬、小叶盐蓬之类的植物生活，证明此地一定是盐碱地，则应该选择一些抗盐碱的如黄须、穷人脚和柽柳等植物种植。

第三节　土壤养分

土壤是植物养分的主要来源和获得养分的主要途径，并且常常是限制植物产量的主要因素。土壤养分是否能满足植物的生长需要，取决于土壤中各种养分含量，存在形态和影响养分转化的土壤环境条件，以及土壤保持有效养分的能力。下面在论述养分在土壤中的含量、形态及转化规律时，侧重于N、P、K三要素。

1　土壤中的氮

1-1　土壤中氮的含量

作物体内氮的含量约占植株干重的1 5%，土壤中氮的含量一般只有0 1%～0 3%左右，甚至更少。土壤中氮素含量与土壤有机质含量成正相关，一般土壤的全氮量为有机质含量的1/10～1/20，土壤全氮量反映出土壤氮素潜在供应力。一般情况下，土壤氮素普遍缺乏，生产上施用氮肥普遍有增产效果。

1-2　土壤中氮的形态

土壤中氮的形态可分无机态和有机态两大类（图9-1）。

另外还应指出，除了无机和有机两大类外，存在于土壤空气中游离的分子氮，虽然植物不能直接吸收，但却是土壤固氮微生物的直接氮源。

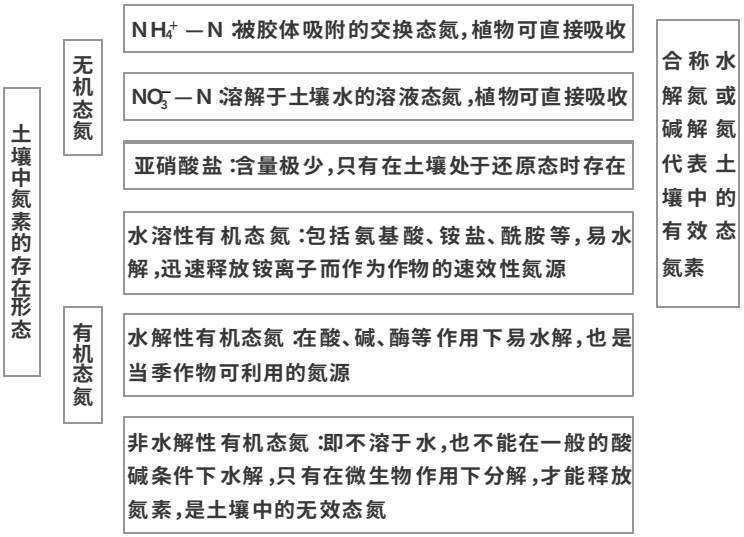


图 9-1　土壤中氮素的存在形态

1-3　土壤中的氮素转化

1-3-1　有机态氮的矿化过程

详见土壤有机质的矿化作用。

1-3-2　铵态氮的硝化作用

土壤中由氨化作用释放出来的氨或其他铵盐，在通气良好的条件下被硝化细菌氧化成硝酸的过程叫硝化作用。硝化过程一般是由两个连续阶段构成的，首先是由亚硝酸细菌把氨或铵盐氧化成亚硝酸，继而由硝酸细菌把亚硝酸进一步氧化成硝酸。

$$2NH_3 + 3O_2 \longrightarrow 2HNO_2 + 2H_2O + 720\ kJ$$

$$2HNO_2 + O_2 \longrightarrow 2HNO_3 + 84\ kJ$$

进行硝化作用的土壤，除了需要通气良好外，土壤酸碱反应以中性（pH6.5～7.5）为最好，温度在 25～30℃，相对湿度 60%左右为宜。此外需足够数量的钙盐和铵态氮，因此在生产中通过中耕松土，排水烤田，创造和保持良好的土壤结构状况等措施均能促进硝化作用的进行。硝态氮不易被土壤胶体吸附，在土壤里活性很大，容易和作物根系接触，被作物吸收，但在雨季或灌水不当时易引起流失。所以，对过旺的硝化作用也应采取适当的抑制措施。

1-3-3　硝态氮的反硝化作用

反硝化作用是一种生物还原反应，在土壤通气不良和有机质含量较多的情况下，反硝化细菌把硝态氮还原成分子态氮（N_2）或氧化氮（N_2O、NO）等气体而逸失的过程叫反硝化作用。反硝化作用实质上是一种有效氮的损失过程，生产上应尽量减少这一过程的进行。故水田不宜施用硝态氮肥，旱田亦要经常保持良好的通气状况，以防止土壤发生反硝化作用。

1-3-4　铵态氮的晶格固定

2∶1型黏土矿物的晶层表面存在有由六个氧构成的六方孔洞，其大小与铵根离子的大小相近。当黏土矿物吸水膨胀后，晶层间距离加大，铵根离子进入晶层间。以后黏土矿物失水收缩，晶层间距离缩小，铵根离子便被卡在六方孔洞中，这个过程就是铵态氮的晶格固定。很明显，2∶1型黏土矿物含量高和干湿交替频繁的土壤这种固定作用强烈。

土壤微生物吸收土壤中的硝态氮和铵态氮，这种作用叫有效氮的生物固定。但随着微生物死亡、分解，仍将氮素释放出来，氮素仍旧保留在土壤中，不会导致氮素损失，也就是说，这种固定是暂时的。还有的微生物如根瘤菌能直接固定土壤空气中游离的分子态氮，这种固定叫无效氮素的生物固定。无效氮素的生物固定是提高土壤氮素含量的重要途径。

2　土壤中的磷

2-1　土壤中磷的含量

磷在土壤中的含量（以 P_2O_5 计）约占土壤干重的0.03%～0.35%，而能被植物利用的速效磷含量则更少，一般只有几个，多者也不过20～30 mg/kg。

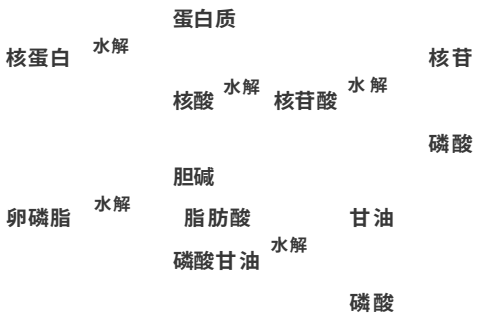
2-2　土壤中磷的形态

土壤中的含磷物质可分为有机态磷和无机态磷两大类。其中有机态磷占全磷量的10%～50%，当有机质含量小于1%时，有机磷占全磷含量的10%以下；有机质为2%～3%时，有机磷占全磷的25%～50%。土壤中的无机态磷种类很多，但依其溶解难易和对作物有效程度可分为三种（图9-2）。

2-3　土壤中磷的转化

2-3-1　含磷有机化合物的矿质化

存在于土壤中的含磷有机化合物，在适宜的条件下通过磷细菌的作用，可逐步水解释放出游离的磷酸，故属于磷素有效化过程。土壤有机质是土壤有效性磷补给的重要来源之一。



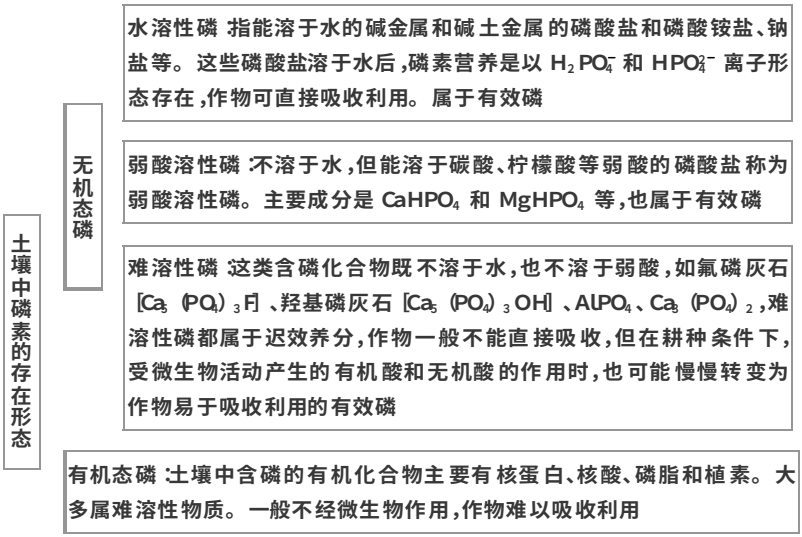


图 9-2　土壤中磷的存在形态

2-3-2　难溶性无机磷酸盐的有效化

难溶性无机磷酸盐的有效化过程通常叫做磷的释放。在中性和酸性土壤中，难溶性磷酸盐可借助于作物呼吸作用释放出来的 CO_2 和有机质分解所产生的有机酸，使之逐步转变为弱酸溶性或水溶性磷酸盐。

$$Ca_3(PO_4)_2 + H_2O + CO_2 \quad 2CaHPO_4 + CaCO_3$$

$$2CaHPO_4 + H_2O + CO_2 \quad Ca(H_2PO_4)_2 + CaCO_3$$

$$Ca_3(PO_4)_2 + 2CH_3COOH \quad CaHPO_4 + Ca(CH_3COO)_2$$

2-3-3　有效性无机磷的无效化

有效性无机磷无效化过程通常叫做磷的固定，包括胶体代换吸附固定、化学固定和生物固定。弱酸性土壤中，水溶性磷酸根离子与 1∶1 型黏土矿物晶层间的氢氧离子发生阴离子交换而被吸附固定；酸性土壤中，磷酸根离子与铁、铝离子作用生成磷酸铁、铝沉淀而被固定；石灰性土壤中，磷酸根离子则与钙离子作用生成磷酸三钙并可进一步转化为磷酸八钙、磷酸十钙等而被固定下来。因此，土壤中的磷只有在中性条件下有效性才最高。土壤中的微生物也吸收有效磷，称生物固定，这种固定对磷素营养是有利的，微生物死亡后磷又被释放出来。

3　土壤中的钾

3-1　土壤中钾的含量

土壤中钾的含量比氮磷丰富得多，通常介于土壤干重的 0.5%～2.5% 之间（以 K_2O 计）。

速效钾含量较高,100～150mg/kg 的土壤占 50.5%,90mg/kg 以下(为钾临界值)的土壤占总耕地的 20%。

3-2　土壤中钾的形态

土壤中钾的主要形态为无机化合物,一般可以分为以下三种形态。

3-2-1　土壤速效钾

土壤速效钾也称有效钾,其含量一般只占全钾量的 1%～2%,它是作物能够直接吸收利用的钾素营养,它包括土壤溶液中游离态钾和土壤胶体上的吸附态钾,二者可因土壤环境条件的改变而发生相互转化,但始终保持着动态平稳。据研究,胶体上吸附态钾构成了有效态的主体,约占其总量的 90%以上。

3-2-2　土壤缓效钾

土壤缓效钾也称非交换性钾,主要存在于黏土矿物的晶层间,有的矿物本身就含有钾,如水化云母和黑云母,也有的是后来固定的。缓效钾含量占土壤全钾量的 2%～8%,一般不能直接吸收利用,但与水溶性钾和交换性钾保持一定的动态平稳。当季作物可以利用一部分,特别是禾本科作物对缓效钾利用能力较强。

3-2-3　矿物态钾(难溶性钾)

主要存在于难溶于水的含钾矿物中,它是土壤钾素的主体,但未经转化作物不能直接利用,属于迟效养分。

3-3　土壤中钾的转化

3-3-1　矿物态钾的有效化

土壤中含钾的矿物,如正长石、斜长石、白云母等,在生物气候等外力因素长期作用下缓慢水解并放出钾离子。

3-3-2　游离态钾的固定

胶体吸附固定:溶液中的 K^+ 通过离子交换被胶体吸附。

生物固定:被微生物吸收固定在细胞内部,微生物死亡后再释放出来。

晶格固定:主要发生在 2∶1 型次生黏土矿物的晶层间,其上的网状孔穴的孔径与钾离子大小相当,土壤湿润时,黏土矿物层组间距离加大,矿物膨胀,K^+ 和其他阳离子进入层组间的空间,水分蒸发后,层组间距离缩短,K^+ 就被卡在硅氧片上的六方孔洞中被固定下来,因而干湿交替有利于黏土矿物的晶格固定。

复习思考题

1. 简述 N 在土壤中的存在形态。
2. 简述土壤中 N 的转化特点。
3. 无机磷在土壤中的存在形态有哪些?
4. 影响土壤中磷转化的因素是什么?
5. 根据土壤中钾的固定机制,说明钾肥深施的原因。

第四节　化学肥料

什么是肥料？我们把凡施入土壤或通过其他途径能够为植物提供营养成分，或改良土壤理化性质，为植物提供良好生活环境的物质统称为肥料。

肥料是作物的粮食，是增产的物质基础，我国农谚有“种地不上粪，等于瞎胡混”之说，据联合国粮农组织统计，化肥在粮食增产中的作用，包括当季肥效和后效，平均增产效果为50%，我国近年来的土壤肥力监测结果表明，肥料对农产品产量的贡献率，全国平均为57.8%。中国以占世界7%的耕地养活占世界22%的人口，应该说一半归功于肥料的作用。

目前，我国在肥料施用方面还存在许多问题，重化肥，轻有机肥；重氮肥，轻磷、钾肥，忽视微肥；重产量，轻质量；施用方法陈旧落后。由此带来了许多不良的后果：一是地力下降，影响农业的可持续发展；二是肥料利用率低，浪费严重，污染环境和地下水；三是成本高，效益低，农业收入增加缓慢甚至停滞不前；四是高产低质，直接影响农产品的销售。面对发展“三高一优”和提倡农业可持续发展的新形势，引导广大农村干部、农户更新观念，扭转“三重三轻”等倾向，调整肥料结构，实施测、配、产、供和施一体化，已成为当前肥料工作的重点。

化学肥料是指用化学方法制造或者开采矿石，经过加工制成的肥料，也称无机肥料，包括氮肥、磷肥、钾肥、微肥和复合肥料等，它们具有以下一些共同的特点：成分单纯，养分含量高；肥效快，肥劲猛；某些肥料有酸碱反应；一般不含有机质，无改土培肥的作用。化学肥料种类多，性质和施用方法差异较大。

1　氮肥

1-1　氮肥的种类和性质

氮肥可分为铵态氮肥、硝态氮肥和酰胺态氮肥三大类，包括氨水、碳铵、硫铵、氯化铵（铵态氮肥）、硝酸铵、硝酸钠、硝酸钙（硝态氮肥）和尿素、石灰氮（酰胺态氮肥）等，生产上常用氮肥的种类和性质见表9-1。

表9-1　常见氮肥的种类及性质

肥料名称		分子式	含氮/%	性　质
铵态氮肥	硫铵	$(NH_4)_2SO_4$	20～30	白色晶体，含有杂质呈灰白、淡黄或棕色，易溶于水，吸湿性小，生理酸性肥料。碱性条件易分解生成氨气，不能与草木灰等碱性物质混合贮存或施用
	氯化铵	NH_4Cl	24～25	白色或淡黄色晶体，不易吸湿结块，易溶于水，生理酸性肥料，遇碱性物质分解生成氨气
	碳铵	NH_4HCO_3	16～18	白色或淡黄色结晶，易溶于水，有很强的吸湿性，在常温下能自行分解，释放出NH_3，存放时必须保持干燥。为化学碱性肥料，其水溶液pH为8.2～8.4

续表

肥料名称		分子式	含氮/%	性　质
硝态氮肥	硝铵	NH_4NO_3	33～34	白色晶体，易溶于水，吸湿性极强，具易燃易爆性，贮存过程中应注意安全。硝酸根离子不能被土壤胶体吸附，在土壤中移动性大 容易通过淋失和反硝化作用损失氮素
酰胺态氮肥	尿素	$CO(NH_2)_2$	42～46	白色晶体，吸湿性强，易溶于水，水溶性为中性。含有一种叫做缩二脲的物质，我国规定农业用尿素中缩二脲含量为 0.5%～1.5%。适合于作根外追肥

1-2　氮肥在土壤中的转化

氮肥的种类不同，在土壤中的转化特点不同。

硫铵、碳铵和氯化铵中 NH_4^+ 的转化相同，除被植物吸收外，一部分被土壤胶体吸附，另一部分通过硝化作用将转化为 NO_3^- ;硫铵和氯化铵中阴离子的转化相似，只是生成物不同，酸性土壤中两者分别生成硫酸和盐酸，增加土壤酸度 ;石灰性土壤中则分别生成硫酸钙和氯化钙，使土壤孔隙堵塞或造成钙的流失，使土壤板结，结构破坏，另外，二者在水田中的转化亦有所不同，氯化铵的硝化作用明显低于硫铵，且不会像硫铵一样产生水稻黑根，因此在水田中往往氯化铵的肥效高于硫铵 ;碳铵中的碳酸氢根离子则除了作为植物的碳素营养之外，大部可分解为 CO_2 和 H_2O，因此，碳铵在土壤中无任何残留，对土壤无不良影响。

硝态氮肥如硝酸铵施入土壤后，NH_4^+ 和 NO_3^- 均可被植物吸收，对土壤无不良影响。其中 NH_4^+ 除被植物吸收外，还可被胶体吸附，NO_3^- 则易随水淋失，在还原条件下还会发生反硝化作用而脱氮。

酰胺态氮肥如尿素施入土壤后，首先以分子的形式存在，在土壤中有较大的流动性，且植物根系不能直接大量吸收，以后尿素分子在微生物分泌的脲酶的作用下，转化为碳酸铵，碳酸铵可进一步水解为碳酸氢铵和氢氧化铵：

$$CO(NH_2)_2 \qquad (NH_4)_2CO_3$$
$$(NH_4)_2CO_3 + H_2O \qquad NH_4HCO_3 + NH_4OH$$

所以尿素施在土壤的表层也会有氨的挥发损失，特别在石灰性土壤和碱性土壤上损失更为严重。尿素的转化速度主要取决于脲酶活性，而脲酶活性受土壤温度的影响最大，通常 10℃时尿素转化需 7～10 天，20℃时需 4～5 天，30℃时只需 2 天。因为尿素在土壤中需要转化为铵态氮以后，才能大量被植物吸收利用，故尿素作追肥时，要比其他铵态氮肥早几天施用，具体早几天为宜，应视温度状况而定。

1-3　氮肥的合理分配和施用

研究氮肥合理施用的基本目的在于减少氮肥损失，提高氮肥利用率，充分发挥肥料的最大增产效益。由于氮肥在土壤中有铵的挥发、硝态氮的淋失和硝态氮的反硝化作用三条非生产性损失途径，氮肥的利用率是不高的，据统计，我国氮肥利用率在水田约为 35%～60%，旱田为 45%～47%，平均为 50%，约有一半损失掉了，既浪费了资源，又污染了环境，所以合理施用氮

肥,提高其利用率,是生产上亟待解决的一个问题。

1-3-1 氮肥的合理分配

氮肥的合理分配应根据土壤条件、作物的氮素营养特点和肥料本身的特性来进行。

土壤条件 土壤条件是进行肥料区划和分配的必要前提,也是确定氮肥品种及其施用技术的依据。首选必须将氮肥重点分配在中、低等肥力的地区,碱性土壤可选用酸性或生理酸性肥料,如硫铵、氯化铵等 酸性土壤上应选用碱性或生理碱性肥料,如硝酸钠、硝酸钙等。盐碱土不宜分配氯化铵,尿素适宜于一切土壤。铵态氮肥宜分配在水稻地区,并深施在还原层,硝态氮肥宜施在旱地上,不宜分配在雨量偏多的地区或水稻区。"早发田"要掌握前轻后重、少量多次的原则,以防作物后期脱肥,"晚发田"即要注意前期提早发苗,又要防止后期氮肥过多,造成植株贪青倒伏。质地黏重的土壤上氮肥可一次多施,砂质土壤宜少量多次。

营养特点 作物的氮素营养特点是决定氮肥合理分配的内在因素,首选要考虑作物的种类,应将氮肥重点分配在经济作物和粮食作物上。其次要考虑不同作物对氮素形态的要求,水稻宜施用铵态氮肥,尤以氯化铵和氨水效果较好,马铃薯最好施用硫铵,大麻喜硝态氮,甜菜以硝酸钠最好,西红柿幼苗期喜铵态氮,到结果期则以硝态氮为好,一般禾谷类作物硝态氮和铵态氮均可,叶菜类多喜硝态氮等。作物不同生育时期施用氮肥的效果也不一样,在保证苗期营养的基础上,一般玉米要重施穗肥,早稻则要蘖肥重、穗肥稳、粒肥补,果树重施腊肥,这样都是经济有效施用氮肥的措施。

肥料特性 肥料本身的特性也和氮肥的合理分配密切相关,铵态氮肥表施易挥发,宜做基肥深施覆土。硝态氮肥移动性强,不宜做基肥,更不宜施在水田。碳铵、氨水、尿素、硝铵一般不宜用做种肥,氯化铵不宜施在盐碱土和低洼地,也不宜施在棉花、烟草、甘蔗、马铃薯、葡萄和甜菜等忌氯作物上。干旱地区宜分配硝态氮肥,多雨地区或多雨的季节宜分配铵态氮肥。

1-3-2 氮肥的有效施用

氮肥深施 氮肥深施不仅能减少氮素的挥发、淋失和反硝化损失,还可以减少杂草和稻田藻类对氮素的消耗,从而提高氮肥的利用率。据测定,与表面撒施相比,利用率可提高 20%～30%,且延长肥料的作用时间。

氮肥与有机肥及磷、钾肥配合施用 作物的高产、稳产,需要多种养分的均衡供应,单施氮肥,特别是在缺磷少钾的地块上,很难获得满意的效果。氮肥与其他肥料特别是磷、钾肥的有效配合对提高氮肥利用率和增产作用均很显著。氮肥与有机肥配合施用,可以取长补短,缓急相济,互相促进,既能及时满足作物营养关键时期对氮素的需要,同时有机肥还具有改土培肥的作用,做到用地养地相结合。

氮肥增效剂的应用 氮肥增效剂又名硝化抑制剂,其作用在于抑制土壤中亚硝化细菌的活动,从而抑制土壤中铵态氮的硝化作用,使施入土壤中的铵态氮肥能较长时间地以铵根离子的形式被胶体吸附,防止硝态氮的淋失和反硝化作用,减少氮素的非生产性损失。目前,国内的硝化抑制剂效果较好的有 2-氯-6-(三氯甲基)吡啶,代号 CP;2-氨基-4-氯-6-甲基嘧啶,代号 AM;硫脲,代号 TU;脒基硫脲,代号 ASU 等。氮肥增效剂对人的皮肤有刺激作用,使用时避免与皮肤接触,并防止吸入口腔。

2　磷肥

2-1　磷肥的种类和性质

根据溶解度的大小和作物吸收的难易，通常将磷肥划分为水溶性磷肥、弱酸溶性磷肥和难溶性磷肥三大类。凡能溶于水（指其中含磷成分）的磷肥，称为水溶性磷肥，如过磷酸钙、重过磷酸钙；凡能溶于2%柠檬酸或中性柠檬酸铵或微碱性柠檬酸铵的磷肥，称为弱酸溶性磷肥或枸溶性磷肥。如钙镁磷肥、钢渣磷肥、偏磷酸钙等；既不溶于水，也不溶于弱酸而只能溶于强酸的磷肥，称为难溶性磷肥，如磷矿粉、骨粉等。生产上常用磷肥的种类和性质见表9-2。

2-2　磷肥在土壤中的转化

2-2-1　过磷酸钙在土壤中的转化

表9-2　常见磷肥的种类和性质

名称	主要成分	颜色	反应	吸湿性	养分含量（P_2O_5）	溶解性
过磷酸钙	磷酸一钙石膏	灰白色粉末	化学酸性	具有吸湿性，吸湿后易使磷退化	14%～20%	易溶于水
钙镁磷肥	α-磷酸三钙	灰白色或黑绿色、灰绿（棕）色粉末	碱性	无吸湿性，无腐蚀性	14%～20%	溶于弱酸
磷矿粉	磷酸十钙	灰褐色粉末	中性至微碱性		全磷：10%～36%；枸溶性磷：1%～5%	不溶水和弱酸

过磷酸钙施入土壤后，最主要的反应是异成分溶解。即在施肥以后，水分向施肥点汇集，使磷酸一钙溶解和水解，形成一种磷酸一钙、磷酸和含水磷酸二钙的饱和溶液，其反应如下：

$$Ca(H_2PO_4)_2 \cdot H_2O + H_2O \longleftrightarrow CaHPO_4 \cdot 2H_2O + H_3PO_4$$

这时施肥点周围土壤溶液中磷的浓度可高达10～20 mg/kg，使磷酸不断向外扩散。在施肥点，其微域土壤范围内饱和溶液的pH可达1～1.5。在向外扩散过程中能把土壤中的铁、铝、钙、镁等溶解出来，与磷酸根离子作用，形成不同溶解度的磷酸盐。在石灰性土壤中，磷与钙作用，生成磷酸二钙和磷酸八钙，最后大部分形成稳定的羟基磷灰石。在酸性土壤中，磷酸一钙常与铁、铝作用形成磷酸铁、铝沉淀，而后进一步水解为盐基性磷酸铁、铝。在弱酸性土壤中，磷酸一钙易被黏土矿物吸附固定。在中性土壤中，过磷酸钙主要是转化为$CaHPO_4 \cdot 2H_2O$及溶解的$Ca(H_2PO_4)_2$，是对作物供磷能力的最佳状态。$CaHPO_4 \cdot 2H_2O$是弱酸溶性的，残留在施肥点位置，故过磷酸钙在土壤中移动性很小，水平范围0.5 cm，纵深不过5 cm，其当年利用率很低，通常为10%～25%。

2-2-2　钙镁磷肥在土壤中的转化

钙镁磷肥可在作物根系及微生物分泌的酸的作用下溶解，供作物吸收利用。

$$Ca_3(PO_4)_2 + 2CO_2 + 2H_2O \quad 2CaHPO_4 + Ca(HCO_3)_2$$
$$2CaHPO_4 + 2CO_2 + 2H_2O \quad Ca(H_2PO_4)_2 + Ca(HCO_3)_2$$

2-2-3 磷矿粉在土壤中的转化

磷矿粉施入土壤后,在化学、生物化学和生物因素的作用下逐渐分解,改变原有状态而转化为新的磷化合物,其转化过程可用下式表示:

$$Ca_5(PO_4)_3F + Ca(H_2PO_4)_2 \quad 5Ca^{2+} + 5HPO_4^{2-} + HF$$
$$Ca_5(PO_4)_3F + 3Fe^{3+} + H^+ \quad 3FePO_4 + 5Ca^{2+} + HF$$
$$Ca_5(PO_4)_3F + 3Al^{3+} + H^+ \quad 3AlPO_4 + 5Ca^{2+} + HF$$
$$Fe^{3+} + H_2PO_4^- + 2H_2O \quad 2H^+ + Fe(OH)_2 \cdot H_2PO_4$$

影响这种转化的因素主要是土壤 pH、Ca^{2+} 浓度和 $H_2PO_4^-$ 的浓度,很明显,在酸性条件下有利于磷矿粉的这种转化,因此磷矿粉以施在酸性土壤肥效较高。

2-3 磷肥的合理分配和有效施用

磷肥是所有化学肥料中利用率最低的,当季作物一般只能利用 10%~25%。其原因主要是磷在土壤中易被固定。同时它在土壤中的移动性又很小,而根与土壤接触的体积一般仅占耕层体积的 4%~10%,因此,尽量减少磷的固定,防止磷的退化,增加磷与根系的接触面积,提高磷肥利用率,是合理施用磷肥,充分发挥单位磷肥最大效益的关键。

2-3-1 根据土壤条件合理分配和施用磷肥

在土壤条件中,土壤的供磷水平、土壤 N/P_2O_5、有机质含量、土壤熟化程度以及土壤酸碱度等因素与磷肥的合理分配和施用关系最为密切。

土壤供磷水平及 N/P_2O_5:土壤全磷含量与磷肥肥效相关性不大,而速效磷含量与磷肥肥效却有很好的相关性。一般认为速效磷(P_2O_5)在 10~20 mg/kg (Olsen 法) 时为中等含量,施磷肥增产:速效磷>25 mg/kg,施磷肥无效;速效磷<10 mg/kg 时,施磷肥增产显著。蔬菜地磷的临界范围较高,速效磷达 57 mg/kg 时,施磷肥仍有效。国光苹果叶片含磷量小于 0.14% 为磷不足。磷肥肥效还与 N/P_2O_5 密切相关,在供磷水平较低,N/P_2O_5 大的土壤上,施用磷肥增产显著;在供磷水平较高,N/P_2O_5 小的土壤上,施用磷肥效果较小;在氮、磷供应水平都很高的土壤上,施用磷肥增产不稳定;在氮、磷供应水平均低的土壤上,只有提高施氮水平,才有利于发挥磷肥的肥效。

土壤有机质含量与磷肥肥效:一般来说,在土壤有机质含量>2.5% 的土壤上,施用磷肥增产不显著,在有机质含量<2.5% 的土壤上才有显著的增产效果。这是因为土壤有机质含量与有效磷含量呈正相关,因此磷肥最好施在有机质含量低的土壤上。

土壤酸碱度与磷肥肥效:土壤酸碱度对不同品种磷肥的作用不同,通常弱酸溶性磷肥和难溶性磷肥应分配在酸性土壤上,而水溶性磷肥则应分配在中性及石灰性土壤上。

在没有具体评价土壤供磷水平的数量指标之前,也可以根据土壤的熟化程度对具体田块分配磷肥。一般应优先分配在瘠薄的瘦田、旱田、冷浸田、新垦地和新平整的土地,以及有机肥不足、酸性土壤或施氮肥量较高的土壤上,因为这些田块通常缺磷,施磷肥效果显著,经济效益高。

2-3-2 根据作物需磷特性和轮作换茬制度合理分配和施用磷肥

作物种类不同,对磷的吸收能力和吸收数量不同。同一土壤上,凡对磷反应敏感的喜磷作

物,如豆科作物、甘蔗、甜菜、油菜、萝卜、荞麦、玉米、番茄、甘薯、马铃薯、瓜类和果树等,应优先分配磷肥。其中豆科作物、油菜、荞麦和果树,吸磷能力强,可施一些难溶性磷肥。而薯类虽对磷反应敏感,但吸收能力差,以施水溶性磷为好。某些对磷反应较差的作物如冬小麦等,由于冬季土温低,供磷能力差,分蘖阶段又需磷较多,所以也要施磷肥。

在有轮作制度的地区,施用磷肥时,还应考虑到轮作特点。在水旱轮作中应掌握"旱重水轻"的原则,即在同一轮作周期中把磷肥重点施于旱作上;在旱地轮作中,磷肥应优先施于需磷多、吸磷能力强的豆科作物上;轮作中作物对磷具有相似的营养特性时,磷肥应重点分配在越冬作物上。

2-3-3　根据肥料性质合理分配和施用

水溶性磷肥适于大多数作物和土壤,但以中性和石灰性土壤更为适宜。一般可做基肥、追肥和种肥集中施用。弱酸溶性磷肥和难溶性磷肥最好分配在酸性土壤上,做基肥施用,施在吸磷能力强的喜磷作物上效果更好。同时弱酸溶性磷肥和难溶性磷肥的粉碎细度也与其肥效密切相关,磷矿粉细度以 90% 通过 100 目筛孔,即最大粒径为 0.149 mm 为宜。钙镁磷肥的粒径在 40～100目范围内,其枸溶性磷的含量随粒径变细而增加,超过 100 目时其枸溶率变化不大,由于不同土壤对钙镁磷肥的溶解能力不同及不同种类的作物利用枸溶性磷的能力不同,所以对细度要求也不同。在种植旱作物的酸性土壤上施用,不宜小于 40 目,在中性缺磷土壤以及种植水稻时,不应小于 60 目,在缺磷的石灰性土壤上,以 100 目左右为宜。

2-3-4　以种肥、基肥为主,根外追肥为辅

从作物不同生育期来看,作物磷素营养临界期一般都在早期,如水稻、小麦在三叶期,棉花在二至三叶期,玉米在五叶期,都是作物生长前期,如施足种肥,就可以满足这一时期对磷的需求。否则,磷素营养在磷素营养临界期供应不足,至少减产 15%。在作物生长旺期,对磷的需要量很大,但此时根系发达,吸磷能力强,一般可利用基肥中的磷。因此,在条件允许时,三分之一做种肥,三分之二做基肥,是最适宜的磷肥分配方案。如磷肥不足,则首先做种肥,既可在苗期利用,又可在生长旺期利用。在生长后期,作物主要通过体内磷的再分配和再利用来满足后期各器官的需要,因此,多数作物只要在前期能充分满足其磷素营养的需要,在后期对磷的反应就差一些。但有些作物如棉花在结铃开花期、大豆在结荚开花期、甘薯在块根膨大期均需较多的磷,这时我们就以根外追肥的方式来满足它们的需要,根外追肥的浓度,单子叶植物如水稻和小麦,以及果树的喷施浓度为 1%～3%。双子叶植物如棉花、油菜、番茄、黄瓜等则以 0.5%～1%为宜 (过磷酸钙)。

2-3-5　磷肥深施、集中施用

针对磷肥在土壤中移动性小且易被固定的特点,在施用磷肥时,必须减少其与土壤的接触面积,增加与作物根群的接触机会,以提高磷肥的利用率。磷肥的集中施用,是一种最经济有效的施用方法,因集中施用在作物根群附近,既减少与土壤的接触面积而减少固定,同时还提高施肥点与根系土壤之间磷的浓度梯度,有利于磷的扩散,便于根系吸收。

2-3-6　氮、磷肥配合施用

N、P 配合施用,能显著地提高作物产量和磷肥的利用率。在一般不缺钾的情况下,作物对 N 和 P 的需求有一定的比例。如禾本科作物的氮磷比例为 (2～3)∶1,苹果的氮磷比为 2∶1,而我国大多数土壤都缺氮素,所以单施磷肥,不会获得较高的肥效,只有当 N、P 营养保持一定的平

衡关系时,作物才能高产。

2-3-7　与有机肥料配合施用

首先,有机肥料中的粗腐殖质能保护水溶性磷,减少其与 Fe、Al、Ca 的接触而减少固定;其次,有机肥料在分解过程中产生多种有机酸,如柠檬酸、苹果酸、草酸、酒石酸等。这些有机酸与 Fe、Al、Ca 形成络合物,防止了 Fe、Al、Ca 对磷的固定,同时这些有机酸也有利于弱酸溶性磷肥和难溶性磷肥的溶解;再次,上述有机酸还可络合原土壤中磷酸铁、磷酸铝、磷酸钙中的 Fe、Al、Ca,提高土壤中有效磷的含量。

2-3-8　磷肥的后效

磷肥的当年利用率为 10%～25%,大部分的磷都残留在土壤中,因此其后效很长。据研究,磷肥的年累加表现利用率连续 5～10 年,可达 50%左右,所以在磷肥不足时,连续施用几年以后,可以隔 2～3 年再施用,利用以前所施磷肥的后效,就可以满足作物对磷肥的需求。

总之,磷肥的合理施用,既要考虑到土壤条件、磷肥品种特性、作物的营养特性、施肥方法,还要考虑到与氮肥的合理配比及磷肥后效。当土壤中钾和微量元素不足时,还要充分考虑到这些元素,使其不成为最小限制因子,这样,才能提高磷肥的肥效。

钾肥

3-1　钾肥的种类和性质

生产上常用的钾肥有硫酸钾、氯化钾和草木灰等,它们的主要性质见表 9-3。

表 9-3　常见钾肥的种类和性质

名 称	分子式	颜 色	含钾量(K_2O)	溶解性	酸碱性	吸湿性
硫酸钾	K_2SO_4	白色或淡黄色晶体	50%～52%	易溶于水	化学中性、生理酸性肥料	吸湿性差,物理性状好
氯化钾	KCl	白色或淡黄色晶体	50%～60%	易溶于水	化学中性、生理酸性肥料	吸湿性差,物理性状好

植物残体燃烧后剩余的灰,称为草木灰。长期以来,我国广大农村大多数以秸秆、落叶、枯枝等为燃料,所以草木灰在农业生产中是一项重要肥源。草木灰的成分极为复杂,含有植物体内的各种灰分元素,其中含钾、钙较多,磷次之,所以通常将它看作钾肥,实际上,它起着多种元素的营养作用。草木灰中钾的主要存在形态是碳酸钾,其次是硫酸钾,氯化钾最少。草木灰中的钾大约有 90%可溶于水,有效性高,是速效性钾肥。由于草木灰中含有 K_2CO_3,所以它的水溶液呈碱性,它是一种碱性肥料。草木灰因燃烧温度不同,其颜色和钾的有效性也有差异,燃烧温度过高,钾与硅酸形成溶解度较低的 K_2SiO_3,灰白色,肥效较差。低温燃烧的草木灰,一般呈黑灰色,肥效较高。

3-2　钾肥在土壤中的转化

硫酸钾和氯化钾施入土壤后,钾呈离子状态,一部分被植物吸收利用,另一部分则被胶体吸

附。在中性和石灰性土壤中代换出 Ca^{2+}，分别生成 $CaSO_4$ 和 $CaCl_2$。$CaSO_4$ 属微溶性物质，随水向下淋失一段距离后沉积下来，能堵塞孔隙，造成土壤板结。$CaCl_2$ 则为水溶性，易随水淋失，造成 Ca^{2+} 的损失，同样使土壤板结。在干旱和半干旱地区，则会增加土壤水溶性盐的含量。因此，在中性和石灰性土壤上长期施用硫酸钾和氯化钾，应配合施用有机肥。在酸性土壤中，两者都代换出 H^+，生成 H_2SO_4 和 HCl，使酸性土壤的酸度增加，应配合施用石灰和有机肥料。

3－3　钾肥的合理分配和有效施用

钾肥肥效的高低取决于土壤性质、作物种类、肥料配合、气候条件等，因此要经济合理地分配和施用钾肥，就必须了解影响钾肥肥效的有关条件。

3－3－1　土壤条件与钾肥的有效施用

土壤钾素供应水平、土壤的机械组成和土壤通气性是影响钾肥肥效的主要土壤条件。

土壤钾素供应水平：土壤速效钾水平是决定钾肥肥效的一个重要因素，速效钾的指标数值因各地土壤、气候和作物等条件的不同而略有差异。辽宁省通过多点试验，把速效钾（K）90 mg/kg（折合 K_2O 为 108 mg/kg）作为土壤钾素丰缺的临界值。速效钾含量小于 90 mg/kg，施钾肥效果显著；速效钾含量在 91～150 mg/kg 时，施钾肥效果不稳定，视作物种类、土壤缓效钾含量、与其他肥料配合情况而定；速效钾含量大于 150 mg/kg 时，施钾肥无效。这里需要指出的是，对于速效钾同样较低，而缓效钾数量很不相同的土壤，单从速效钾来判断钾的供应水平是不够的，必须同时考虑缓效钾的贮量，方能较准确地估计钾的供应水平。

土壤的机械组成：与含钾量有关。一般机械组成越细，含钾量越高，反之则愈低。土壤质地不同，也影响土壤的供钾能力，所以有人提出不同土壤质地的缺钾临界指标：砂土～砂壤土为 K_2O 85 mg/kg，砂壤土～壤土为 100 mg/kg，黏土为 125 mg/kg。所以质地较粗的砂质土壤上施用钾肥的效果比黏土高，钾肥最好优先分配在缺钾的砂质土壤上。

土壤通气性：土壤通气性主要是通过影响植物根系呼吸作用而影响钾的吸收，以至于土壤本身不缺钾，但作物却表现出缺钾的症状，所以在生产实践中，就要对作物的缺钾情况进行具体的分析，针对存在的问题，采取相应的措施，才能提高作物对钾的吸收。

3－3－2　作物条件与钾肥的有效施用

各类作物由于其生物学特点不同，对钾的需要量和吸钾能力也不同，因此对钾肥的反应也各异。凡含糖类较多的作物如马铃薯、甘薯、甘蔗、甜菜、西瓜、果树和烟草等需钾量大，对这些喜钾作物应多施钾肥，既提高产量，又改善品质，在同样的土壤条件下应优先安排钾肥于喜钾作物上。另外，对豆科作物和油料作物施用钾肥，也具有明显而稳定的增产效果。当然，在缺钾的土壤上，钾肥对多种作物均有良好的效果，但在钾肥中等偏上或较为丰富的土壤中，只有喜钾作物的肥效较好。

3－3－3　肥料性质与钾肥的有效施用

肥料的种类和性质不同，其施用方法也存在差异。

硫酸钾用做基肥、追肥、种肥和根外追肥均可，氯化钾则不能用做种肥。硫酸钾适用于各种土壤和作物，特别是施用在喜钾而忌氯的作物和十字花科等喜硫的作物上效果更佳。氯化钾则

适用于麻类、棉花等纤维作物，可提高纤维的含量和质量，在水田上施用时还可防止水稻黑根，不宜用在忌氯作物和排水不良的低洼地和盐碱地上。

草木灰适合于做基肥、追肥和盖种肥，作基肥时，可沟施或穴施，深度约 10 cm，施后覆土。作追肥时，可叶面撒施，既能供给养分，也能在一定程度上减轻或防止病虫害的发生和危害。由于草木灰颜色深且含一定的碳素，吸热增温快，质地轻松，因此最适宜用做水稻、蔬菜育苗时盖种肥，既供给养分，又有利于提高地温，防止烂秧。草木灰也可用做根外追肥，一般作物用 1%水浸液，果树可喷 2%～3%水浸液，小麦生长后期，可喷 5%～10%水浸液。草木灰是一种碱性肥料，因此不能与铵态氮肥、腐熟的有机肥料混合施用，也不能倒在猪圈、厕所中贮存，以免造成氨的挥发损失。草木灰在各种土壤上对多种作物均有良好的反应，特别是酸性土壤上施于豆科作物，增产效果十分明显。

3－3－4　钾肥与氮、磷肥配合施用

作物对 N、P、K 的需要有一定的比例，因而钾肥肥效与氮、磷供应水平有关。当土壤中 N、P 含量较低时，单施钾肥效果往往不明显，随着 N、P 用量的增加，施用钾肥才能获得增产，而 N、P、K 的交互效应（作用）也能使 N、P 促进作物对 K 的吸收，提高钾肥的利用率。

3－3－5　钾肥的施用技术

钾肥应深施、集中施：钾在土壤中易于被黏土矿物特别是 2∶1 型黏土矿物所固定，将钾肥深施可减少因表层土壤干湿交替频繁所引起的这种晶格固定，提高钾肥的利用率。钾也是一种在土壤中移动性小的元素，因此，将钾肥集中施用可减少钾与土壤的接触面积而减少固定，提高钾的扩散速率，有利于作物对钾的吸收。

钾肥应早施：通常钾肥做基肥、种肥的比例较大，若将钾肥用作追肥，应以早施为宜。因为多数作物的钾素营养临界期都在作物生育的早期，作物吸钾也是在中、前期猛烈，后期显著减少，甚至在成熟期部分钾从根部溢出。禾谷类作物在分蘖－拔节期需钾较大，占总需钾量的 60%～70%。棉花在现蕾－成铃阶段需钾量最大，蔬菜的茄果类在花蕾期、萝卜在肉质根膨大期为需钾量最大时期等。至于多年生果树，则应根据果树特点，选择适宜的施肥时期，如梨在果实发育期、葡萄在浆果着色初期是需钾量最大时期。砂质土壤上，钾肥不宜一次施用量过大，应分次施用，即应遵循少量多次的原则，以防钾的淋失。黏土上则可一次做基肥施用或每次的施用量大些。

钾肥的施用量：钾肥的施用量要根据土壤有效钾含量、作物需钾量和各营养元素间的相互平衡而定。一般以每亩（1 亩＝667 m²）施氧化钾，玉米为 6～9 kg，水稻为 5～8 kg 为宜。对于喜钾作物可适量增加。

微量元素肥料

微量元素肥料是指含有 B、Mn、Mo、Zn、Cu 和 Fe 等微量元素的化学肥料。近年来，在农业生产上，微量元素的缺乏日趋严重，在许多作物上都出现了微量元素的缺乏症，如玉米、水稻缺锌，果树缺铁、缺硼，油菜缺硼等。施用微量元素肥料，已经获得了明显的增产效果和经济效益，因此，全国各地的农业部门都相继将微肥的施用纳入了议事日程。

4-1　硼肥

4-1-1　硼肥的主要种类和性质

目前,生产上常用的硼肥种类有硼砂、硼酸、含硼过磷酸钙、硼镁肥等,其中最常用的是硼酸和硼砂,它们的主要成分和性质见表 9-4。

表 9-4　常见硼肥的成分和性质

名称	主要成分	含硼量/%	溶解性
硼砂	$Na_2B_4O_7 \cdot 10H_2O$	11	易溶于水
硼酸	H_3BO_3	17	易溶于水
含硼过磷酸钙	—	0.6	部分溶
硼镁肥	—	1.5	部分溶

4-1-2　硼肥的施用

作物种类与硼肥施用:作物种类不同,对硼的需要量不同。我国目前表现出缺硼明显的作物有油菜、甜菜、棉花、白菜、甘蓝、萝卜、芹菜、大棚黄瓜、大豆、苹果、梨和桃等;需硼中等的有玉米、谷子、马铃薯、胡萝卜、洋葱、辣椒、花生和西红柿等,同等土壤条件下应将硼肥优先施用于这些需硼量较大的作物上。

土壤条件与硼肥施用:土壤水溶性硼含量高低与硼肥肥效关系密切,是决定是否施硼的重要依据,据中国农业科学院油料作物研究所、上海农业科学院、浙江农业科学院等单位的研究,土壤水溶性硼含量在低于 0.3 mg/kg 时为严重缺硼,低于 0.5 mg/kg 时为缺硼,施硼肥都有显著的增产效果,硼肥应优先分配于水溶性硼含量低的土壤上。土壤硼含量也与硼肥的施用方法有关,当土壤严重缺硼时以基肥为好,轻度缺硼的土壤通常采用根外追肥的方法。

硼肥的施用技术:硼肥可用作基肥、追肥和种肥。做基肥时可与 P、N 肥配合使用,也可单独施用。一般每亩(1 亩=667 m^2)施用 0.25～0.5 kg 硼酸或硼砂,一定要施得均匀,防止浓度过高而中毒。追肥通常采用根外追肥的方法,喷施浓度为 0.1%～0.2%硼砂或硼酸溶液,用量每亩为 50～75 kg,在作物苗期和由营养生长转入生殖生长时各喷一次。种肥常采用浸种和拌种的方法,浸种用浓度为 0.01%～0.1%硼酸或硼砂溶液,浸泡 6～12 h,阴干后播种。谷类和蔬菜类可用 0.01%～0.03%的溶液,水稻可用 0.1%的溶液。拌种时每千克种子用硼砂或硼酸 0.2～0.5 g。

4-2　锌肥

4-2-1　锌肥的主要种类和性质

目前生产上常用的锌肥为硫酸锌、氯化锌、碳酸锌、螯合态锌和氧化锌等,其主要成分和性质见表 9-5。

表 9-5 常见锌肥的主要成分和性质

名称	主要成分	含锌/%	溶解性
硫酸锌	$ZnSO_4 \cdot H_2O$	35	易溶
7水硫酸锌	$ZnSO_4 \cdot 7H_2O$	23	易溶
碱式硫酸锌	$ZnSO_4 \cdot 4Zn(OH)_2$	55	易溶
氯化锌	$ZnCl_2$	40～48	易溶
碳酸锌	$ZnCO_3$	52	难溶
螯合态锌	Zn-EDTA	14	易溶
含锌工业废渣	—	不定	难溶
氧化锌	ZnO	70～80	难溶

4-2-2 锌肥的施用

作物种类与锌肥施用：对锌敏感的作物有玉米、水稻、甜菜、亚麻、棉花、苹果和梨等。在这些作物上施用锌肥通常都具有良好的肥效。

土壤条件与锌肥施用：土壤有效锌含量与锌肥肥效关系密切，据河南省土肥站试验，土壤有效锌含量小于 0.5 mg/kg 时，在小麦、玉米、水稻上施用锌肥均有显著的增产效果。当土壤有效锌含量在 0.5～1.0 mg/kg 之间时，在石灰性土壤和高产田施用锌肥仍有增产效果，并能改善作物的品质。

锌肥的施用技术：锌肥可用做基肥、追肥和种肥。通常将难溶性锌肥用做基肥，做基肥时每亩（1 亩＝667 m^2）施用 1～2 kg 硫酸锌，可与生理酸性肥料混合施用。轻度缺锌地块隔 1～2 年再行施用，中度缺锌地块隔年或于次年减量施用。做追肥时常用做根外追肥，一般作物喷施浓度为 0.02%～0.1%的硫酸锌溶液，玉米、水稻用 0.1%～0.5%浓度。水稻在分蘖、孕穗、开花期各喷一次 0.2%浓度的硫酸锌溶液；果树可在萌前一个月喷施 5%硫酸锌，萌发后果树用 3%～4%浓度涂刷；一年生枝条 2～3 次或在初夏时喷施 0.2%浓度的硫酸锌溶液。种肥常采用浸种或拌种的方法，浸种用浓度为 0.02%～0.1%，浸种 12 h，阴干后播种。拌种每千克种子用 2～6 g 硫酸锌，玉米可用 4～8 g。氧化锌还可用做水稻沾秧根，每亩用量 200 g，配成 1%的悬浊液。

锌肥肥效与磷肥的关系：在有效磷含量高的土壤中，往往会产生诱发性缺锌，比如某些水稻土中锌的缺乏就是由于有效磷含量高造成的。其原因一是 P-Zn 拮抗，二是提高了植物体内的 P_2O_5/Zn，为了保持正常的 P_2O_5/Zn，使得作物需要吸收更多的锌，在施用磷肥时，必须要注意锌肥的营养的供应情况，防止因磷多造成诱发性缺锌。

4-3 锰肥

4-3-1 锰肥的主要种类和性质

生产上常用的锰肥是硫酸锰、氯化锰等，其主要成分和性质见表 9-6。

表 9-6　常见锰肥的主要成分和性质

名称	分子式	含锰/%	溶解性
硫酸锰	$MnSO_4 \cdot 7H_2O$	24～28	易溶
碳酸锰	$MnCO_3$	31	难溶
氧化锰	$MnCl_2$	17	易溶
螯合态锰	Mn-EDTA	12	易溶
含锰玻璃肥料	—	10～25	难溶
锰矿泥	—	6～22	难溶
炉渣	—	2～6	难溶
氧化锰	MnO	41～68	难溶

4-3-2　锰肥的施用

作物种类与锰肥肥效：对锰敏感的作物有豆科作物，小麦、马铃薯、洋葱、菠菜、苹果、桃和草莓等，其次是大麦、甜菜、三叶草、芹菜、萝卜和西红柿等，而对锰不敏感的作物有玉米、黑麦、牧草等。

土壤条件与锰肥施用：一般将活性锰含量作为诊断土壤供锰能力的主要指标，土壤中活性锰含量小于 50 mg/kg 为极低水平，50～100 mg/kg 为低，100～200 mg/kg 为中等，200～300 mg/kg为丰富，大于 300 mg/kg 为很丰富。在缺锰的土壤上施用锰肥，一般作物都有很好的增产效果。

锰肥的施用技术：生产上最常用的锰肥是硫酸锰，一般用作根外追肥，浸种、拌种及土壤种肥，难溶性锰肥一般用作基肥。根外追肥喷施浓度一般以 0.05%～0.1%为宜，果树用 0.3%～0.4%浓度，豆科作物以 0.03%为好，水稻以 0.1%为好。拌种：禾本科作物每千克种子用 4 g 硫酸锰，豆科作物 8～12 g，甜菜 16 g；硫酸锰用作土壤种肥效果大致与拌种相当，一般用量为 2～4 kg/亩。

4-4　铁肥

4-4-1　铁肥的主要种类和性质

生产上常用铁肥的种类、成分和性质详见表 9-7。

表 9-7　常用铁肥的种类、成分和性质

名称	分子式	含铁量/%	溶解性
硫酸亚铁	$FeSO_4 \cdot 7H_2O$	20	易溶
硫酸亚铁	$(NH_4)_2SO_4 \cdot FeSO_4 \cdot 6H_2O$	14	易溶
螯合态铁	例如 Fe-EDTA	5～14	易溶

4-4-2　铁肥的施用

作物种类与铁肥肥效：对铁敏感的作物有大豆、高粱、甜菜、菠菜、西红柿和苹果等。一般情

况下，禾本科和其他农作物很少见到缺铁现象，而果树缺铁较为普遍。除此之外，南方的某些酸性花卉如栀子、山茶等在北方莳养时，铁的缺乏也相当普遍。

铁肥的施用技术：生产上最常用的铁肥是硫酸亚铁，目前多采用根外追肥的方法施用。喷施浓度为0.2%～1%。果树多在萌芽前喷施0.75%～1%的硫酸亚铁或在见黄叶后连喷3次0.5%硫酸亚铁加0.5%尿素。也可以把硫酸亚铁与有机肥按1∶10～1∶20比例混合后施到果树下，每株50 kg，肥效可达一年，使70%缺铁症复绿。高压注射法也是果树的一种有效施铁方法，即将0.3%～0.5%的硫酸亚铁溶液直接注射到树干木质部内，再随液流运输到需要的部位。另外，据河北农业大学刘藏珍研究，果树缺铁黄化时，单独喷施铁肥，病叶只呈斑点状复绿，新生叶仍然黄化，效果不良。若在铁肥溶液中加配尿素和柠檬酸，则会取得良好的效果，溶液的配制方法是：先在50 kg水中加入25 g柠檬酸，溶解后加入125 g硫酸亚铁，待硫酸亚铁溶解后再加入50 g尿素，即配成0.25%硫酸亚铁＋0.05%柠檬酸＋0.1%尿素的复合铁肥。

4-5　钼肥

4-5-1　钼肥的主要种类和性质

生产上常用的钼肥有钼酸铵、钼酸钠、三氧化钼、钼渣和含钼玻璃肥料等，其主要成分的性质见表9-8。

表9-8　常用钼肥的种类和性质

名称	分子式	含钼/%	溶解性
钼酸铵	$(NH_4)_2MoO_4$	49	易溶
钼酸钠	Na_2MoO_4	39.6	易溶
三氧化钼	MoO_3	66	难溶
钼渣	—	5～15	难溶
含钼玻璃肥料	—	2～3	难溶

4-5-2　钼肥的施用

作物种类对钼肥的反应：缺钼多的是豆科作物，苜蓿最突出，此外油菜、花椰菜、玉米、高粱、谷子、棉花和甜菜对钼肥也有良好的反应。

土壤条件与钼肥施用：钼肥的施用效果，与土壤中钼的含量、形态及分布区域有关，中国科学院南京土壤研究所刘铮等将我国土壤中钼含量及肥效分为三区，即钼肥显著区、钼肥有效区和钼肥可能有效区。在北方土壤的钼肥显著区需施钼肥的作物为大豆、花生，在南方土壤的钼肥显著区需施钼肥的作物为豆科绿肥、花生、大豆、柑橘等。在钼肥有效区需施钼肥的作物为豆科绿肥、花生、大豆等，而钼肥可能有效区的钼肥施用情况还需进一步试验研究。

钼肥的施用技术：钼肥多用做拌种、浸种或根外追肥。拌种时，每千克种子用钼酸铵2～6 g，先用热水溶解，再用冷水稀释成2%～3%浓度的溶液，用喷雾器喷在种子上，边喷边拌，拌好后将种子阴干，即可播种。浸种时，可用0.05%～0.1%浓度的钼酸铵溶液浸泡种子12 h。叶面喷肥一般用于叶面积较大的作物，在苗期和蕾期用0.01%～0.1%钼酸铵溶液，喷1～2次，每亩每次喷液50 kg。

4-6　铜肥

4-6-1　铜肥的主要种类和性质

生产上常见铜肥有硫酸铜、炼铜矿渣、螯合态铜和氧化铜，其主要成分和性质见表9-9。

表9-9　常用铜肥的种类和性质

名称	分子式	含铜/%	溶解性
硫酸铜	$CuSO_4 \cdot 5H_2O$	24～25	易　溶
氧化亚铜	Cu_2O	89	难　溶
氧化铜	CuO	75	难　溶
螯合态铜	Cu-EDTA	13	易　溶
含铜矿渣	—	0.3～1	难　溶

4-6-2　铜肥的施用

作物种类与铜肥肥效：作物的种类不同，对铜的反应也不同，研究表明，需铜较多的作物有小麦、洋葱、菠菜、苜蓿、向日葵、胡萝卜、大麦和燕麦；需铜中等的有甜菜、亚麻、黄瓜、萝卜和西红柿等；需铜较少的有豆类、牧草、油菜等。果树中的苹果、桃、草莓等也有过缺铜的报道。

土壤条件与铜肥施用：我国土壤铜含量比较丰富，一般都在1 mg/kg以上。在华中丘陵区发育在红砂岩上的红壤中、江苏徐淮地区的砂质黄潮土中、西北地区的风沙土及黄绵土中有效铜含量较低，施用铜肥有较好的效果。

铜肥的施用方法：铜肥可用做基肥、追肥及种子处理等。做基肥每亩用量为1～1.5 kg硫酸铜，由于铜肥的有效期长，为防止铜的毒害作用，以每3～5年施用一次为宜。追肥通常以根外追肥为主，喷施浓度为0.02%～0.04%，果树用0.2%～0.4%，并加配硫酸铜用量的10%～20%的熟石灰，以防药害。硫酸铜拌种用量为0.3～0.6 g/kg种子，浸种浓度为0.01%～0.05%的硫酸铜溶液。

4-7　施用微量元素肥料的注意事项

4-7-1　注意施用量及浓度

作物对微量元素的需要量很少，而且从适量到过量的范围很窄，因此要防止微肥用量过大。土壤施用时还必须施得均匀，浓度要保证适宜，否则会引起植物中毒，污染土壤与环境，甚至进入食物链，有碍人畜健康。

4-7-2　注意改善土壤环境条件

微量元素的缺乏，往往不是因为土壤中微量元素含量低，而是其有效性低，通过调节土壤条件，如土壤酸碱度、氧化还原性、土壤质地、有机质含量和土壤含水量等，可以有效地改善土壤的微量元素营养条件。

4-7-3 注意与大量元素肥料配合施用

微量元素和 N、P、K 等营养元素,都是同等重要不可代替的,只有在满足了植物对大量元素需要的前提下,施用微量元素肥料才能充分发挥肥效,才能表现出明显的增产效果。

复合肥料

5-1 复合肥料的概念和特点

5-1-1 复合肥料的概念

在一种化学肥料中,同时含有 N、P、K 等主要营养元素中的两种或两种以上成分的肥料,称为复合肥料。含两种主要营养元素的叫二元复合肥料,含三种主要营养元素的叫三元复合肥料,含三种以上营养元素的叫多元复合肥料。

复合肥料习惯上用 $N-P_2O_5-K_2O$ 相应的百分含量来表示其成分。例如某种复合肥料中含 N10%,含 P_2O_5 20%,含 K_2O 10%,则该复合肥料表示为 10-20-10。有的在 K_2O 含量数后还标有 S,如 12-24-12 (S),即表示其中含有 K_2SO_4。

复合肥料按其制造工艺可分为化成复合肥料、配成复合肥和混成复合肥料三大类。化成复合肥料是通过化学方法制成的复合肥料,如磷酸二氢钾。配成复合肥是采用两种或多种单质肥料在化肥生产厂家经过一定的加工工艺重新造粒而成的含有多种元素的复合肥,在加工过程中发生部分化学反应,通常所说的复混肥多指这种配成复合肥料。混成复合肥料是将几种肥料通过机械混合制成的复合肥料,在加工过程中只是简单的机械混合,而不发生化学反应,如氯磷铵是由氯化铵和磷酸铵混合而成。

5-1-2 复合肥料的特点

复合肥料的优点:有效成分高,养分种类多;副成分少,对土壤的不良影响小;生产成本低;物理性状好。

复合肥料的缺点:养分比例固定,很难适于各种土壤和各种作物的不同需要,常要用单质肥料补充调节。难以满足施肥技术的要求,各种养分在土壤中的运动规律及对施肥技术的要求各不相同,如氮肥移动性大,P、K 肥移动性小,而后效却是磷、钾肥长。在施用上,氮肥通常做追肥,磷钾肥通常做基肥和种肥,而复合肥料是把各种养分施在同一位置,同一时期,这样,就很难符合作物某一时期对养分的要求。因此必须摸清各地土壤情况和各种作物的生长特点、需肥规律,施用适宜的复合肥料。

5-2 复合肥料的主要种类、性质和施用

5-2-1 磷酸铵

磷酸铵简称磷铵,是用氨中和磷酸制成的,由于氨中和的程度不同,可分别生成磷酸一铵,磷酸二铵和磷酸三铵。目前国产的磷酸铵实际上是磷酸一铵和磷酸二铵的混合物。含 N14%~18%,含 P_2O_5 46%~50%,纯净的磷铵为灰白色,因带有杂质,故为深灰色。磷铵易溶于水,具有一定的吸湿性,通常加入防湿剂,制成颗粒状,以利贮存、运输和施用。

磷酸铵适用于各种作物和土壤,特别适用于需磷较多的作物和缺磷土壤。施用磷酸铵应先

考虑磷的用量，不足的氮可用单质氮肥补充，磷酸铵可作基肥、追肥和种肥。作基肥和追肥，每亩以10～15 kg为宜，可以沟施或穴施，作种肥以每亩2～3 kg为宜，不宜与种子直接接触，以防影响发芽和引起烧苗。果树成树基肥以每株2 5 kg为宜，追肥可采用根外追肥的方式，喷施浓度为0 5%～1%。磷酸铵不能与草木灰、石灰等碱性物质混合施用或贮存，酸性土壤上施用石灰后必须相隔4～5天才能施磷铵，以免引起氮素的挥发损失和降低磷的有效性。

5－2－2　氨化过磷酸钙

为了清除过磷酸钙中游离酸的不良影响，通常在过磷酸钙中通入一定量的氨制成氨化过磷酸钙，其主要成分为$NH_4H_2PO_4$、$CaHPO_4$和$(NH_4)_2SO_4$，含N2%～3%，$P_2O_5$13%～15%。氨化过磷酸钙干燥、疏松，能溶于水（磷为弱酸溶性），不含游离酸，没有腐蚀性，吸湿性和结块性都弱，物理性状好，性质比较稳定。

氨化过磷酸钙的肥效稍好于过磷酸钙，适合于各类作物，在酸性土壤上施用的效果最好，注意不得与碱性物质混合，以防氨的挥发和磷的退化。因含氮量低，故应配施其他氮肥，其施用方法同过磷酸钙相同。

5－2－3　磷酸二氢钾

磷酸二氢钾是一种高浓度的磷钾二元复合肥，纯品为白色或灰白色结晶，养分为0－52－34，吸湿性小，物理性状好，易溶于水，水溶液pH3～4，价格昂贵。

磷酸二氢钾适作浸种、拌种与根外追肥。浸种浓度0 2%，时间为12 h，每100 kg溶液浸大豆30 kg，小麦50 kg。拌种用1%浓度喷施，当天拌种下地。喷施浓度为0 2%～0 5%，每亩用量50～75 kg溶液，选择在晴天的下午，以叶面喷施不滴到地上为度。小麦在拔节孕穗期、棉花在开花前后，连续喷施三次。果树在果实膨大至着色期喷施0 5%磷酸二氢钾溶液，对于提高产品质量有良好的效果。

5－2－4　硝酸钾

硝酸钾俗称火硝，由硝酸钠和氯化钾一同溶解后重新结晶或从硝土中提取制成，其分子式为KNO_3。含N13%，含K_2O46%。纯净的硝酸钾为白色结晶，粗制品略带黄色，有吸湿性，易溶于水，为化学中性，生理中性肥料。在高温下易爆炸，属于易燃易爆物质，在贮运、施用时要注意安全。

硝酸钾适作旱地追肥，用量一般5～10 kg/亩，对马铃薯、烟草、甜菜、葡萄、甘薯等喜钾而忌氯的作物具有良好的肥效，在豆科作物上反应也比较好，如用于其他作物则应配合单质氮肥以提高肥效。硝酸钾也可做根外追肥，适宜浓度为0 6%～1%。在干旱地区还可以与有机肥混合作基肥施用，用量约为10 kg/亩。

由于硝酸钾的N∶K_2O为1∶3 5，含钾量高，因此在肥料计算时应以含钾量为计算依据，氮素不足可用单质氮肥补充。

5－2－5　尿素磷铵

尿素磷铵的组成为$CO(NH_2)_2\cdot(NH_4)_2HPO_4$，是以尿素加磷铵制成的。其养分含量可有37－17－0、29－29－0、25－25－0等，是一种高浓度的氮、磷复合肥，其中的N、P养分均是水溶性的，N∶P_2O_5为1∶1或2∶1，易于被作物吸收利用。

尿素磷铵适用于各类型的土壤和各种作物，其肥效优于等氮、磷量的单质肥料，其施用方法与磷酸铵相同。

5-2-6　铵磷钾肥

铵磷钾肥是由硫铵、硫酸钾和磷酸盐按不同比例混合而成的三元复合肥料，或者由磷酸铵加钾盐而制成。由于配制比例不同，养分比例分别为 12-24-12、10-20-15、10-30-10。铵磷钾肥中磷的比例比较大，可适当配合施用单质氮、钾肥，以调整比例，更好地发挥肥效。铵磷钾肥是高浓度复合肥料，它和硝酸钾常作为烟草地区的专用肥。

除上述之外，我国生产的复合（混）肥料还有很多种类，有些在生产上已广泛应用且效果良好。各地区应根据不同的土壤、气候、作物及生产条件，选用合适的复合肥料。

复习思考题

1. 生产上氮肥利用率低的原因是什么？
2. 为什么尿素做追肥时应提前几天施用？
3. 施用过磷酸钙时配合施用有机肥有何作用？
4. 磷肥为什么要早施、集中施？
5. 微量元素肥料为什么最好用做根外追肥？
6. 复合肥料有何特点？
7. 结合本地实际，说明目前生产上在化肥施用存在问题的解决办法。

第五节　有机肥和生物肥

我国是一个具有悠久历史传统的农业国家，施用有机肥料是农业生产的优良传统，在化肥出现之前，有机肥料为农业生产的发展做出了卓越的贡献，即使在化肥工业高度发展的今天，有机肥料仍具有其化肥不可代替的方面：有机肥料含有丰富的有机质和各种养分，是养分最全的天然复合肥，它不仅可以直接为作物提供养分，而且还可以活化土壤中的潜在养分，提高土壤有效养分的含量；有机肥料中含有多种有益微生物，能增强土壤微生物活性，促进土壤中的物质转化；有机肥料在改土培肥方面具有重要作用，施用有机肥料，能够提高土壤的保水保肥能力，促进土壤中团粒的形成，从而改善土壤的理化性质，提高土壤肥力，同时有机肥料还能预防和减轻农药及重金属对土壤的污染。这些都是化肥所不具备的特点。如今，人们对食品质量的要求越来越高，绿色食品、无公害食品备受青睐，农业可持续发展的提出、土壤资源的破坏，所有这些都在呼唤着有机肥料重新走回田间，因此，调整肥料结构，充分利用有机肥源，科学积制、合理利用，既能使农业废弃物再利用，减少化肥投入，保护农村环境，创造良好的农业生态系统，又可以达到培肥土壤、稳产高产、增产增收的目的。

当然，有机肥料也有它的缺点，主要是：养分含量低、肥效缓慢；施肥数量大，运输和施用不便；在作物生长旺盛、需肥较多的时期，往往不能及时满足作物对养分的需要。

在农业生产实践中，将具有多种功能的有机肥料与养分含量高、肥效快、肥劲猛的化肥配合施用，可以收到取长补短之效，即满足了植物营养连续性的要求，又满足了植物营养阶段性的要求，既能为作物高产稳产提供充足的养分，又能培肥地力，为作物生长创造良好的环境条件，同时

还能节省农业投资,取得较好的社会和经济效益。

我国资源丰富,有机肥种类繁多,如粪尿肥、堆沤肥、秸秆肥、绿肥、土杂肥、泥炭和沼气肥等都是我国农村经常使用的有机肥料。

粪尿肥

1-1　人粪尿

1-1-1　人粪尿的成分和性质

人粪是食物经消化后未被吸收而排出体外的残渣,人粪是由大约70%以上的水和20%左右的有机物质组成的,其中有机物质主要包括纤维素、半纤维素、脂肪和脂肪酸、蛋白质及其分解产物、氨基酸、酶、粪胆质和色素等。此外,人粪中还含有硫化氢、吲哚、丁酸等臭味物质和5%左右的硅酸盐、磷酸盐、氯化物等矿物质,此外,人粪中还含有病菌和虫卵等物质。新鲜人粪一般呈中性反应,按全国有机肥品质标准,人粪属于一级。

人尿含水95%以上,余者为水溶性有机物和无机盐,尿素约2%,氯化钠1%,尚有尿酸、马尿酸、肌肝酸、磷酸盐、铵盐、氨基酸以及各种微量元素、生长素等少许。新鲜人尿由于磷酸盐的作用,呈酸性反应,腐熟后由于尿素水解为碳酸铵,呈碱性反应。

人粪尿是人粪和人尿的混合物,分布广、数量大,养分含量高,所含有机物碳氮比小,有机质分解快,易于供应养分,是粗肥中的细肥,含氮量高,含磷钾少,常把人粪尿当作高氮速效性有机肥料来施用。由于其腐殖质积累少,故对改土培肥无太大意义。人粪尿中的养分含量详见表9-10。

表9-10　人粪尿的养分含量

项别	主要养分含量(占鲜物)/%						成年人年排泄量/kg		
	水分	有机物	N	P	K	C/N	鲜物量	N	P_2O_5
人粪	>70	15.2	1.16	0.26	0.30	8.06	90	0.90	0.46
人尿	>90	1.12	0.53	0.04	0.14		700	3.50	0.91
人粪尿	>80	4.80	0.64	0.11	0.19	3.43	790	4.40	1.36
相当化肥								硫铵22	过石6.5

1-1-2　人粪尿在贮存中的变化

人粪尿的贮存过程,实际上是其发酵腐熟的过程。经过微生物的作用,将复杂的有机物分解成简单的化合物,这是一个复杂的生物化学过程。人粪尿中的尿素在脲酶的作用下,分解成碳酸铵,尿酸和马尿酸等含氮物质逐渐分解成NH_3、CO_2和H_2O:

$$CO(NH_2)_2 \qquad (NH_4)_2CO_3$$

$$C_5H_4N_4O_3 + H_2O + 1/2\,O_2 \qquad C_4H_6N_4O_3 + CO_2$$

尿酸　　尿囊素

$$C_4H_6N_4O_3 + 2H_2O \qquad 2CO(NH_2)_2 + CHOCOOH$$

乙醛酸

人粪中含氮有机物以蛋白质为主，蛋白质在微生物作用下分解成各种氨基酸，再进一步分解为 NH_3、CO_2 和 H_2O。含硫氨基酸在嫌气条件下释放出 H_2S，不含氮有机物分解成各种有机酸、碳酸、甲烷和水等。

腐熟后的人粪尿在形态上发生明显的变化，这些变化，可作为人粪尿腐熟的外观标志。人尿由澄清变为混浊，人粪由原来的黄色或褐色变为绿色或暗绿色，此外，腐熟后的人粪尿完全变为液体或半流体。用水稀释后施用很方便。

1-1-3　人粪尿的贮存方法

由于人粪尿是一种半流体肥料，在贮存过程中有氨的生成且含有病菌和虫卵，因此，人粪尿贮存的原则和关键就是减少氨的挥发、防止渗漏、提高肥料质量以及减少病菌虫卵的传播。北方气候干燥、年蒸发量大，多采用拌土制成土粪或堆制成堆肥，南方高温多雨，多采用粪尿混存的方法制成水粪。常见的贮存方法有：

改建厕所：首先是厕所和贮粪池的位置，应选择地势较高、避风荫凉的地方。其次粪池四周及低部应砌实捶紧，上面要搭棚加盖，避免风吹日晒、雨淋和渗漏，在这种条件下贮存，既能减少氮素损失，又能改善环境卫生。

粪尿分存：人尿不经贮存可直接施用。

加保氮剂：常用保氮物质有两类，一类为吸附性强的物质，另一类为化学保氮物质，如干细土、草炭、落叶、秸秆、过磷酸钙、石膏和硫酸亚铁等，其用量为：干细土为粪液的2～3倍，草炭为20%，落叶、秸秆为粪液的3～4倍，过磷酸钙、石膏为3%～5%，硫酸亚铁为0.5%。另外，也可以把少量的锰盐加到新鲜人粪尿中，因锰可抑制脲酶活性，使尿素不能分解成碳酸铵，减少氨的挥发损失。

制成堆肥：将人粪尿与细土、草炭、秸秆、垃圾和落叶等混合堆制成堆肥，既促进秸秆腐熟，又有利于保肥。

1-1-4　人粪尿的无害化处理

人粪尿中常含有传染病菌和寄生虫卵，若不注意粪尿的卫生管理和无害化处理，则易污染环境并传染疾病，危害人畜健康。无害化处理的基本要求是既要杀死病菌、虫卵，防止蚊蝇孳生繁殖，避免污染环境，又要防止养分损失，以利保肥。处理方法如下：

高温堆肥处理：将人粪尿与厩肥、垃圾、秸秆等混合堆积，利用肥堆内持续5～7天的高温（60～70℃），即可杀死病菌和虫卵。

粪池密封发酵和沼气发酵：利用严格的厌氧条件，抑制病菌和虫卵的呼吸作用，杀死病菌和虫卵，同时，在发酵过程中还会产生有毒物质如 CO、H_2S、丁酸等，均能杀死一般微生物，而高浓度的 NH_3 则可渗入病菌和虫卵体内起到毒杀的作用。

药物处理：粪尿中按一定比例加入化学药物、农药、草药等毒杀病菌和虫卵。常用的有敌百虫、尿素、氨水、辣椒秆、烟草梗、芥子饼、大麻叶、枫杨、鬼柳叶和闹羊花等。

1-1-5　人粪尿贮存中的注意事项

不晒粪干：有人为贮运方便，常将粪尿与少量泥土或炉灰混合制成粪干，既传播疾病、污染环境，又损失氮素达40.1%之多。

不掺草木灰：防止氨的挥发。

厕所与猪圈分开：利用人粪喂猪，很容易传染人猪共患的疾病，对于人的身体健康不利。

1-1-6　人粪尿的施用方法

作物的营养特性与人粪尿的施用：人粪尿对一般作物都有良好的效果，特别是叶菜类作物、纤维类作物和桑茶的效果更显著，禾谷类作物效果也很好，不适于忌氯的作物，因含有Cl^-会降低忌氯作物的品质。

土壤特性与人粪尿的施用：除低洼地和盐碱地外，人粪尿适于各种土壤，在砂土上应分次施用。

要与磷、钾肥和其他有机肥料配合施用：人粪尿是含N较多的速效性有机肥料，磷、钾含量少，应根据土壤条件和作物营养特点配施磷、钾肥。人粪尿有机质含量低，对改土培肥无太大意义，因此还需要配施其他有机肥料，尤其在轻质土壤和缺乏有机质的土壤以及长期大量施用人粪尿的菜园和果园更应重视同其他有机肥料配合施用的问题。

人粪尿的施用方法：人粪尿一般情况下要用腐熟的，可用做基肥、追肥和种肥，一般用作追肥，制成堆肥的多做基肥施用。作追肥要兑水3～5倍，土干时可兑水10倍，否则浓度大，易烧苗，水田泼施，旱田条施或穴施，施后覆土。做种肥时宜用鲜尿浸种，浸种时间以2～3 h为宜。

1-2　家畜粪尿和厩肥

家畜粪尿包括猪、马、牛、羊的粪尿，是我国农村中的一项重要肥源。厩肥是家畜粪尿和各种垫圈材料混合积制的肥料，在有机肥料中占有重要的位置。

1-2-1　家畜粪尿的成分和性质

家畜粪是饲料经消化后，没有被吸收而排出体外的固体废物，成分非常复杂，主要有纤维素、半纤维素、木质素、蛋白质及其分解产物，脂肪、有机酸、酶和各种无机盐类。

家畜尿是饲料经消化吸收后，参与体内代谢，以液体排出体外的部分，其成分比较简单，全是水溶性物质，主要有尿素、尿酸、马尿酸以及钾、钠、钙、镁的无机盐类。

不同家畜粪尿的性质有较大的差异，猪粪质地较细，C/N窄，腐熟后形成大量腐殖质，阳离子交换量大，积制过程中发热量少，温度低，为温性或冷性肥料；马粪质地粗，分解快，发热量大，属热性肥料，多做温床或堆肥时的发热材料；羊粪粪质细密而干燥，养分浓厚，积制过程中发热量低于马粪而高于牛粪，亦属热性肥料；牛粪粪质细密，但含水量高，有机质分解慢，发酵温度低，是典型的冷性肥料。

1-2-2　家畜粪尿的养分含量

家畜的种类、年龄、饲料和饲养管理方法不同，其粪尿中养分的含量差异很大，现将家畜粪尿中养分的平均含量列于表9-11。家畜粪是富含有机质和氮、磷的肥料，家畜尿是富含磷、钾的肥料。其中羊粪中氮、磷、钾含量最高，猪、马次之，牛粪最少。按国家有机肥品质分级标准，猪粪属二级、马粪属三级、羊粪属二级、牛粪属三级。

表 9-11 新鲜家畜粪尿的平均养分含量 (%)

家畜种类	水分	有机质	N	P	K	灰分	C/N
猪粪	70.00	18.00	0.55	0.24	0.29	9.80	21.00
猪尿	97.00	0.97	0.17	0.02	0.16		
马粪	70.00	21.00	0.44	0.13	0.38	8.48	25.60
马尿	93.00	2.12	0.69	0.06	0.68		
牛粪	83.00	15.00	0.38	0.10	0.23	7.14	23.20
牛尿	94.00	2.86	0.50	0.02	0.91		
羊粪	65.00	32.30	1.01	0.22	053	12.70	16.60
羊尿	87.00	2.59	0.59	0.02	0.70		

1-2-3 厩肥的成分和性质

厩肥的成分随家畜种类、饲料优劣、垫圈材料和用量以及其他条件的不同而异。新鲜厩肥的平均养分含量见表 9-12。

表 9-12 新鲜厩肥的平均养分含量 (%)

厩肥种类	水分	有机质	N	P	K	CaO	MgO	C/N
猪 厩	72.40	16.99	0.38	0.16	0.30	0.08	0.08	19.57
牛 厩	77.50	16.22	0.50	0.13	0.72	0.31	0.11	19.18
马 厩	71.30	21.21	0.45	0.14	0.50	0.21	0.14	26.07
羊 厩	64.60	27.94	0.78	0.15	0.74	0.33	0.28	14.38

新鲜厩肥中的养料以有机态为主,作物大多数不能直接利用,一般不宜直接施用。厩肥中含有作物所需的全部养分,还含胡敏酸、维生素、生长素、抗生素等有机活性物质,厩肥中氮素的当季利用率一般为 20%～30%,磷素为 30%～40%,钾素为 60%～70%。按国家有机肥品质分级标准,以上三种厩肥均为三级。

1-2-4 厩肥的积制方法

厩肥的积制方法有圈内堆积法和圈外堆积法两种,还可以两者兼用,即在圈舍内堆积一段时间后,再在圈外堆一段时间,具体方法可视各地的情况而定。

厩肥的积制方法
- 圈内堆积法
  - 深坑圈:粪尿、垫料等随时积于坑内。
  - 浅坑圈:需结合圈外堆积。
  - 平底圈:需结合圈外堆积。
- 圈外堆积法
  - 紧密堆积法:堆积时层层压紧,保持嫌气状态。
  - 疏松堆积法:堆积时始终不压紧,好气下腐熟。
  - 疏松紧密堆积法:先疏松堆积,两三天后压紧。

1-2-5 厩肥腐熟的特征

粪肥的腐熟过程通常要经过生粪、半腐熟、腐熟和过劲四个阶段,它们之间常常随着堆内条件而改变,并呈现不同的外部特征。生粪是未分解的粪尿及垫料的混合物,呈现原粪尿及垫料的

外部特征：半腐熟厩肥的外部特征可概括为“棕、软、霉”，棕指棕色，软指组织状态变软，霉指霉烂的气味；腐熟阶段厩肥的外部特征可概括为“黑、烂、臭”，黑指黑色，烂指黑泥状，臭指氨的臭味。半腐熟阶段的厩肥在高温、通气、缺水等条件下可向过劲阶段发展，其外部特征可概括为“白、粉、土”，白指白色，是放线菌菌落的颜色，粉指呈粉末状，土是说有特殊的泥土味。在厩肥的积制过程中，应避免肥料向过劲阶段发展，若出现过劲的迹象，应及时翻捣和加水压紧。

1-2-6　家畜粪尿和厩肥的施用

家畜粪尿和厩肥是我国农村普遍积制和施用的一种有机肥料，若粪尿分存时，尿可做追肥，粪可做基肥，马粪和羊粪一般在早春做苗床的发热材料。肥料的腐熟程度是影响家畜粪尿和厩肥的主要因素，原则是没有腐熟好的粪肥不能用做追肥和种肥，只能用在生育期长的作物上做基肥施用。完全腐熟的粪肥基本上是速效性的，既可作基肥，也可用作种肥和追肥。就土壤条件而言，家畜粪尿与厩肥首先分配在肥力较低的土壤上，质地黏重的土壤用腐熟的厩肥，且不宜耕翻过深，砂质土通透性好，肥力低，可施腐熟稍差的厩肥，且耕翻可以深一些。为了充分发挥厩肥和畜粪的增产效果，应提倡厩肥或畜粪与化肥配合或混合施用，二者取长补短，互相促进，是合理施肥的一项重要措施。另外，厩肥在施用后立即耕埋，有灌溉条件的结合灌水，其效果更好。

2　堆肥

堆肥是利用秸秆、落叶、山青野草、水草、绿肥和垃圾等为主要原料，再混合不同数量的粪尿和泥炭、塘泥等堆制而成的肥料，因此，堆肥实质是秸秆还田的一种方式。

2-1　堆肥材料

堆肥的材料大致可分为三类：一是不易分解的物质，为堆肥原料的主体，它们大多是 C/N＝(60～100)∶1 左右的物质，如稻草、落叶、杂草等；二是促进分解的物质，一般为含氮较多的物质，如人粪尿、家畜粪尿和化学氮肥以及能中和酸度的物质如石灰、草木灰等；三是吸收性能强的物质，如泥炭、泥土等，用以吸收肥分。

在这些堆肥材料中虽有一定量的养分，但大都不能直接被作物吸收利用，同时体积庞大，有时还会有杂草种子、病菌、虫卵等，通过堆制，既能释放出有效养分，又能利用腐熟过程中产生的高温，杀死杂草种子、病菌和虫卵，同时又缩小体积。在堆制前，不同的材料要加以处理（为了加速腐熟）：粗大的（玉米秸秆等）应切碎至 10～15 cm，含水多的应晒一下，老熟的野草可进行假堆积或先用水浸泡，使之初步吸水软化等。

2-2　堆制条件

堆肥腐熟是粗有机质在好气性微生物的作用下进行的矿化和腐殖化的两个对立统一的过程，矿化是营养元素有效化的过程，腐殖化则是营养元素的保蓄过程，也就是说，堆肥的腐熟过程是微生物对粗有机质进行的分解和再合成的过程。因此，堆肥的腐熟过程，决定于肥堆内微生物的活动，所以，影响微生物活动的因素也就是影响堆肥腐熟的因素，即堆制条件。

2-2-1　水分

水分有多方面的作用。首先是微生物生存的必要前提，干燥的环境不利于微生物的生存和

繁殖。其次,吸水软化后的堆肥材料易被分解。水分在堆肥中移动时,可使菌体和养分向各处移动,有利于腐熟均匀。水还有调节堆内通气性的作用。一般堆肥要求含水量应占原材料最大持水量的60%～75%,也就是用手紧握堆肥材料,微有液体挤出的时候。夏季堆肥和高温阶段应经常补充水分。

2-2-2　通气

通气状况直接影响肥堆内微生物学过程,通气不良会使好气性微生物的活动受到抑制,从而影响堆肥的腐熟和质量。通气过旺,又会使有机质剧烈分解,养分损失多。适宜的通气性可以通过控制材料的粗细和长短、水分含量、紧实度、覆土厚度、设置通气沟和通气塔以及翻堆等方法调节。一般来说,堆制初期要创造良好的通气条件,以加速分解和产生高温,后期要创造较好的嫌气条件,以利腐殖质的形成,减少养分损失。

2-2-3　温度

各种微生物都有适于活动的温度范围,嫌气微生物为25～35℃,好气微生物为40～50℃,高温性微生物的适宜温度为60～65℃,因此,控制好堆温是获得优质堆肥的条件之一。通常采用接种高温纤维分解菌(加入骡、马粪)以利升温,调节堆的大小以利保温,控制水分和通气条件以调温。

2-2-4　C/N

通常堆肥的主体材料C/N大都在(60～100)∶1的范围内,不利于微生物分解。因此在堆制时,常加入适量含N物质,以降低C/N,但C/N如果过小(<(25～30)∶1),则矿化速度快,腐殖化系数低,为兼顾矿化与腐殖化,堆肥材料的C/N以调节至40∶1左右为宜。

2-2-5　pH

各种微生物对酸碱度都有一定的适应范围,全面衡量,中性和微碱性条件,有利于堆肥中微生物活动,能加速腐熟,减少养分损失。在堆制腐解过程中,有机质分解产生有机酸,使pH降低,从而在一定程度上抑制了后期微生物的活动,为此在高温堆肥时,要加2%～3%的石灰或5%的草木灰,以中和酸度。普通堆肥由于有土壤的缓冲作用,可以不加。

2-3　堆肥的种类和施用

堆肥的主要原料是植物秸秆,根据秸秆的种类不同,将堆肥分为玉米秆堆肥、麦秆堆肥、水稻秆堆肥和野生植物堆肥等品种,它们的养分含量见表9-13。

表9-13　堆肥的养分含量(%)

堆肥种类	有机质	全N	全P	全K
玉米秆堆肥	25.32	0.48	0.10	0.28
麦秆堆肥	10.85	0.18	0.04	0.16
水稻秆堆肥	16.38	0.46	0.08	0.43
野生植物堆肥	16.55	0.63	0.14	0.45

按国家有机肥品质分级标准,玉米秆堆肥和麦秆堆肥属四级,水稻秆堆肥和野生植物堆肥属三级。

堆肥的施用与厩肥相似,一般适作基肥。在砂质土壤上、高温多雨的季节和地区、生长期有

长的作物如玉米、水稻、果树等，可用半腐熟的堆肥；反之，质地黏重、低温干燥的季节和地区、生长期短的作物如蔬菜，宜施用腐熟的堆肥。腐熟的优质堆肥也可作追肥和种肥，但半腐熟的堆肥不能与根或种子直接接触。堆肥施用后立即耕翻并配合施用速效氮、磷肥。施用量各地差异较大，一般每亩（1 亩＝667 m²）用量 500～1000 kg。

3　沤肥

沤肥是利用秸秆、落叶、山青野草、水草、绿肥和垃圾等为主要原料，再混合不同数量的粪尿和泥炭、塘泥等，在常温、淹水条件下沤制而成的肥料，因此，沤肥实质也是秸秆还田的一种方式，是我国南方水网地区广泛施用的一种有机肥源。与堆肥相比，在沤制过程中，有机质和氮素的损失较少，腐殖质积累较多，肥料的质量比较高。

3－1　沤肥沤制的注意事项

3－1－1　要浸水淹泡

保持 4～6 cm 的浅水层，既造成嫌气条件，又有利于提高坑内温度（经常维持在 12～20 ℃左右），这样腐熟快，对保肥有利。

3－1－2　注意原料的配合

沤肥材料的 C／N 要小，以利腐解，因此以秸秆、杂草等沤制时，要加入适量的人畜粪尿或污水，而在配料中加入一定量的石灰或草木灰，也能加速腐解，提高肥效。

翻捣使物料上下受热一致，调整过强的还原条件，以利微生物活动，使微生物数量显著增加，从而加速分解。

3－2　沤肥的成分和施用

沤肥的制作主要有两种形式，即凼肥和草塘泥，它们的平均养分含量见表 9－14。按全国有机肥品质分级标准，凼肥和草塘泥属四级。沤肥一般作基肥，多数用在稻田，亦可用于旱田。施用量一般每亩（1 亩＝667 m²）4000 kg 左右，随施随翻，防止养分损失。沤肥的肥效一般与牛粪、猪粪相近，为了提高肥效，施用时应配合速效氮、磷肥。

表 9－14　沤肥的平均养分含量（%）

沤肥种类	有机质	全 N	全 P	全 K
凼肥	4.96	0.23	0.10	0.77
草塘泥	4.96	0.23	0.08	0.33

4　沼气肥

4－1　沼气发酵的意义

沼气是指各种有机物质在嫌气条件下经发酵产生的一种无色无味的气体，其主要成分是

CH_4,其次是 CO_2,还有少量的 CO 和 H_2S。有机物质经沼气池发酵产气后剩余的残渣、残液可作肥料施用,即为沼气发酵肥料。

沼气发酵的意义在于缓解或解决了我国广大农村普遍存在的三料矛盾问题,即燃料、饲料和肥料相争的矛盾问题。据统计,直接燃烧秸秆,热能利用率仅达 30%,N、P 大部分损失了。而用沼气发酵,热能利用率提高到 80%,N 利用率提高到 90%,P 利用率增加一倍,有机质残留 60%～65%。因此,利用沼气作燃料,可节省接近 3 倍的秸秆,而制作沼气的残液,残渣又扩大了肥源,节省下来的柴草便可做饲料。这样,既提供了生物能源,又扩大了肥源,提高了肥效,并且由于饲料的增加而促进了以养猪为中心的畜牧业的发展。

4-2 沼气发酵的机制

4-2-1 沼气发酵的原理

沼气的产生是有机物在严格的厌氧条件下,经嫌气微生物,最终在甲烷细菌的作用下,完成的生物化学反应。一般分为两个阶段,第一阶段是秸秆等原料中的纤维素、半纤维素、蛋白质等有机物,被嫌气性纤维分解菌、果胶分解菌、丁酸分解菌等嫌气性微生物分解为有机酸、氨基酸、醛和酮、CO_2 等;而参与第二阶段的微生物是严格专一厌氧微生物即甲烷细菌,它们是产生沼气的主力军,利用上一阶段产生的中间产物,合成甲烷。

4-2-2 沼气发酵的条件

嫌气:甲烷细菌属厌氧细菌,在空气中几分钟就会死亡,因此沼气池要保持严格的嫌气条件,池中氧化还原电位在 -4～-410 mV 之间。

营养:应将有机物料 C/N 调至(25～30)∶1。根据群众的经验,在下料时按秸秆、青草和人、畜粪尿各 15%配料,即可满足微生物对养分的要求。

温度:甲烷菌在 8～70 ℃范围内都能生长,但温度低于 15℃时产气就很差了,一般在 50～55℃时产气较好。

水分:发酵池中要有足够的水分,为甲烷细菌的活动创造严格的厌氧条件,但水分也不易过多,否则发酵液中干物质少,产气量低。发酵池中最适的水料比与季节有关,夏季为 90∶10,冬季为 85∶10。

酸碱度:甲烷细菌对 pH 要求较为严格,以 pH6.7～7.6 最佳。在沼气发酵过程中,pH 的变化有一个自然的平衡过程,即初期有一个由高到低又升高的变化,15 天后趋于稳定。因此配料时一般不需调节,如有酸度不适而影响发酵时,加适量草木灰即可。

接种沼气细菌:污泥中含甲烷细菌多,因此,可向池中加点污水、污泥以接种甲烷细菌,有利于沼气产生。

4-3 沼气发酵时需注意的几个问题

严禁在池内沤制菜籽饼等物,以防发酵过程中产生大量的 H_2S、H_3P 等有毒气体。进、出料口和导气管不能有明火,以防爆炸。若需入池清理残渣或维修,要提前打开进、出料口,导入新鲜空气。在池内不能有明火或抽烟。新建池投料后不久,不能在导气管口作点火试验,因这时甲烷不多,压力小,若点火有可能发生回火而引起爆炸。

4-4　沼气肥的施用技术

沼气残液含多种水溶性养分，N 素以 NH_4^+-N 为主，是一种速效肥料。一般用做追肥，每亩（1 亩＝667 m²）用量 1500～2500 kg，深施 10 cm 左右，若施在作物根部需兑部分清水。发酵液还可用作根外追肥，方法是将残液用麻布过滤，滤液稀释 2～4 倍，喷施量 50 kg/亩。

发酵残渣含有丰富的有机质，速效 N 约占全 N 的 19.2%～52%，平均为 35.6%，是一种缓、速兼备而又具有改良土壤功能的优质肥料，一般用做基肥，每亩用量 2500 kg。

5　秸秆还田

秸秆是农作物的副产品，含有各种营养元素，将秸秆直接还田，有供给作物养分、增加土壤有机质、改善土壤理化性质、增加作物产量的作用，同时还减少运输，节省劳动力。据辽宁省统计，1999 年，全省有机肥示范区利用秸秆直接翻压还田 30.8×10⁴ m²，占秸秆还田总量的 11%。

5-1　秸秆还田的方式

秸秆直接还田有翻压还田和覆盖还田两种方式。在作物收获后，将秸秆在下茬作物播种或移栽前耕翻入土的还田方式为秸秆翻压还田；将秸秆或残茬铺盖于土壤表面的还田方式为秸秆覆盖还田。

5-2　秸秆还田时的注意事项

秸秆处理：秸秆经机械切碎后应翻压至 15 cm 以下，翻压后要及时耙压保墒，以利腐解，旱地墒情不好，还要先灌水，后翻压。

补充氮、磷化肥：由于秸秆中 C/N 较高，翻压时，应每亩施 NH_4HCO_3 15 kg（或相当的 N 素），过石 30～50 kg。

翻压时间：旱地在晚秋进行，争取边收获边耕埋，以避免秸秆中水分的散失，水田易在插秧前 7～15 天施用，或在翻耙地以前施用。

秸秆翻压量：一般来说，秸秆可全部还田，在薄地，N 肥不足的情况下，秸秆还田又距播期近，用量则不宜过多。

6　绿肥

6-1　绿肥在农业生产上的作用

凡利用植物绿色体作肥料的均称绿肥，专作绿肥栽培的作物称为绿肥作物，它在农业生产上的作用大致归纳为如下几个方面：

6-1-1　增加土壤氮素和有机质

绿肥作物鲜草含有机质约 12%～15%，含 N 0.3%～0.6%左右，如果以每亩生产 1000 kg 计算，这些绿肥作物翻埋到土壤中以后，相当于施入新鲜有机质 120～150 kg，N 素 3～6 kg。

6-1-2 富集与转化土壤养分

绿肥作物根系发达,吸收利用土壤中难溶性矿质养分的能力很强,豆科绿肥作物主根入土很深,通过绿肥作物的吸收利用,将土壤耕层甚至深层中不易为其他作物吸收利用的养分集中起来,待绿肥翻耕腐解后,大部分重新以有效态留在耕层中,供下茬作物吸收利用。

6-1-3 改善土壤理化性状,加速土壤熟化,改良低产土壤

绿肥能提供较大量的新鲜有机物质和钙等养分,绿肥作物的根系又有较强的穿透能力与团聚作用,施用绿肥能促进土壤水稳性团粒结构的形成,改善土壤的理化性状,从而使土壤的保水、透水性、保肥、供肥性都得到加强,耕性变好,有利于土壤熟化和低产土壤改良。

6-1-4 减少水、土、肥的流失和固沙护坡

绿肥作物茎叶茂盛,能很好地覆盖地面,对缓和暴风雨对土壤的直接侵蚀,减少地面径流,防止冲刷,减少水、土、肥流失,对培养山岭薄地、山区果园等土壤肥力有良好效果。在风沙区种植绿肥,增加土壤植物覆盖度、土壤有机质含量和养分含量,具有固沙改沙作用。

6-2 常见的绿肥作物及其应用

我国是利用绿肥最早的国家,绿肥资源十分丰富,据全国绿肥试验网调查,我国共有绿肥资源 10 科 24 属 60 多种,1000 多个品种。生产上应用较多的有:田菁、沙打旺、苜蓿、草木樨、紫穗槐、苕子等,现在我国主要绿肥的养分含量列于表 9-15。按全国有机肥品质分级标准,田菁属三级,其他几种均属二级。除上述绿肥品种之外,我国在生产上还有很多应用广泛的绿肥品种,如紫云英、豇豆、绿豆、细绿萍、水葫芦等,这里就不一一介绍了。

表 9-15 我国主要绿肥及其养分含量 (%)

绿肥种类	有机质	全 N	全 P	全 K	C/N
田菁	27.5	0.67	0.06	0.43	17.9
沙打旺	15.7	0.47	0.04	0.46	14.1
草木樨	20.3	0.54	0.04	0.29	13.8
黄花苜蓿	19.6	0.67	0.08	0.40	14.2
紫花苜蓿	34.6	0.61	0.07	0.69	—
紫穗槐	31.5	0.91	0.10	0.45	15.4
苕子	17.5	0.62	0.06	0.45	13.5
箭舌豌豆	21.0	0.56	0.05	0.41	15.2
肥田萝卜	12.1	0.36	0.06	0.37	19.8

绿肥的利用大体上有三种方式,一是直接翻压还田,二是收割后做堆沤肥的材料,三是做饲料过腹还田,各地可根据具体情况,因地制宜的选择绿肥品种及利用方式。

7 生物菌肥

7-1　菌肥的概念和种类

菌肥是微生物肥料的俗称，它是一种带活菌体的辅助性肥料。菌肥本身并不直接为作物提供养分，而是以微生物生命活动的产物来改善植物的营养条件，发挥土壤潜在肥力，刺激植物生长发育，抵抗病菌危害，从而提高农作物的产量和品质，与有机肥、化肥互为补充。目前我国生产和应用的菌肥主要有 根瘤菌、固氮菌、磷细菌、钾细菌和抗生菌肥料等。

7-2　菌肥的作用和施用

菌肥是通过有益微生物的生命活动，拮抗有害微生物，促进土壤中养分的转化，提高土壤养分有效性，改善作物营养条件，增加土壤肥力的。

菌肥的施用方法有菌液叶面喷施、菌液种子喷施、拌种和固体菌剂与种子拌和作为菌肥等。由于菌肥本身不能为作物提供养分，也不能增加土壤中养分的数量，只是将土壤原无效或缓效养分有效化，作物因施用菌肥而多吸收的养分实质也是土壤养分。从某种程度上说，菌肥加剧了土壤养分的消耗，因此，在施用菌肥时，应注意与化肥和有机肥配合，既为作物提供养分，又补充土壤养分的消耗。

复习思考题

1. 人粪尿的无害化处理有哪些途径？
2. 厩肥腐熟的外部特征是什么？
3. 为什么没有腐熟的有机肥料不能用作种肥和追肥？
4. 简述堆肥腐熟的原理。
5. 简述厩肥的积制方法。
6. 影响堆肥腐熟的条件有哪些？
7. 为什么在化肥工业高度发达的今天，还要提倡有机肥料的施用？

植物也有“血型”

人有血液，动物有血液，植物也有血液。我国南方灌木丛中，生长着一种常绿的叫做鸡血藤的藤状植物，攀援缠绕在其他树木上，夏季开放玫瑰色花朵。用刀子把藤条割断时，就会流出鸡血一样的液汁，先是红棕色，然后慢慢变成鲜红色。化学分析发现，这种“血液”里含有鞣质、还原性糖等物质，有散气、去痛、活血等功用。鸡血藤的茎皮纤维可制人造棉、纸张和绳索，茎叶可做灭虫的农药。

南也门的索科特拉岛上生长一种“龙血树”。能分泌出一种像血液一样的红色树脂，这种树脂被广泛用于医学和美容。当地流传的传说是：在很久以前，一条大龙同这里的大象发生了战斗，结果龙受了伤，流出了鲜血，血洒在这种树上，树就有了红色的“血液”。

英国威尔士一座公元6世纪建成的古建筑物的前院耸立着一株已有700年历史的杉树。树高7 m多，长年累月流着一种像血液一样的液体，液体是从这株树的一条2 m多长的天然裂缝中流出来的。这种奇异的现象，每年都吸引着数以万计的游客。美国华盛顿国家植物园的高级研究员特利教授对这棵树进行了深入研究，还没有找到流“血”的原因。

植物会流“血”，植物是否也有“血型”呢？日本科学警察研究所法医山本在一次偶然的机会中发现了这一点。一位日本妇女夜间在她的居室死去，警察一时还无法确定是自杀还是他杀，便进行血迹化验。经化验死者的血型为O型，可枕头上的血迹为AB型，于是便怀疑是他杀。可后来一直未找到凶手作案的其他佐证。这时候有人提出，枕头里的荞麦皮会不会是AB型呢？这句话提醒了山本，他便取来荞麦皮进行化验，果然发现荞麦皮是AB型。山本先后对500多种植物的果实和种子进行观察，并研究了它们的血型，发现苹果、草莓、南瓜、山茶、辛夷等60种植物是O型，珊瑚树等24种植物是B型，葡萄、李子、荞麦、单叶枫等是AB型，但没有找到A型的植物。

山本认为，当糖链合成达到一定长度时，它的尖端就会形成血型物质，然后合成停止。就是说血型物质起了一种信号的作用，正是在此时，才检验出了植物的血型。植物的血型物质除了担任植物能量的贮藏物外，由于本身黏性大，似乎还担负着保护植物体的任务。

第六节　作物施肥

施肥能提高作物的产量和品质，有利于培肥地力，已为生产实践所证实。但如果施肥不合理，造成的负面影响也是非常严重的，如品质降低、地力下降、经济效益降低等，更为严重的是对环境特别是农村生态环境将造成恶劣影响，这对农业的发展甚至是人类的发展都是不利的。因此，施肥虽说是农业生产不可或缺的一个重要环节，但无论是化肥还是有机肥，在施用上都必须要做到有效、合理。所谓合理施肥，是指在一定的气候和土壤条件下，为了栽培某一种作物或某一系列作物所采用的正确的施肥措施。它包括有机肥料和化学肥料的配合，各种营养元素之间的比例，化学品种的选择，经济的施肥量，适宜的施肥时期和方法等。这一整套正确的施肥措施，也可简称为施肥制度，它可以对某一季作物而言，也可以是对一定的轮、间、套的种植体系而言。施肥是否合理主要看两项指标，一是看能否提高肥料利用率，二是看能否提高经济效益，增产增收。施肥后达不到这两项指标，就不能算合理施肥。

施肥原理

施肥是农业生产中最古老的技术措施之一，古今中外许多学者通过反复的生产实践和科学试验，探索和总结出指导施肥的基本原理，至今仍有指导意义。

1—1　养分归还学说

1840年，德国化学家，现代农业化学的奠基人李比希在英国有机化学学会上发表了《化学在

农业和生理学上的应用》一书，否定了腐殖质营养学说，创立了矿质营养理论。他指出，腐殖质出现于地球上是有了植物以后而不是以前，因此植物的原始养分只能是矿物质，而不是腐殖质，这就是他的矿质营养学说。植物以不同的方式从土壤中吸收矿质养分和氮素，为了保持土壤肥沃，就必须把作物收获物所带走的矿质养分和 N 素，以肥料的形式归还给土壤，才不致使土壤贫瘠。这就是李比希创立的养分归还学说。

李比希的养分归还学说，作为施肥的基本原理是正确的，但由于他在学术上的偏见，对一些论断不免有片面性和不足之处，甚至是错误的。他主张作物从土壤中取走的东西一定要全部归还，实际这样做是不经济也是不必要的。例如，在石灰性土壤上，即使是喜钙的豆科作物也不必归还钙质。氮素的来源是大气中的碳酸铵，氨是靠雨水来解决的，厩肥的作用只是提供灰分元素。他甚至否定了根系利用腐殖质的可能性，他说腐殖质是土壤中 H_2CO_3 的供给源，可加速硅酸盐的同化等，任何植物也不能为其他植物增多养分元素。很显然，这样的提法是不对的，因此运用这一学说指导施肥实践时应该加以注意和纠正。

1-2　最小养分律

李比希根据自己创立的矿质营养学说，成功地制造了一些化学肥料以后，为了保证最有效地利用这些肥料，他在实验的基础上，又进一步提出了最小养分律：植物为了生长必须要吸收各种养分，但是决定作物产量的却是土壤中那个相对含量最小的有效植物生长因子，产量在一定限度内随着这个因素的增减而相对变化，因而无视这个限制因素的存在，即使继续增加其他营养成分也难以再提高作物的产量。最小养分律可以形象地用养分桶来说明（图 9-3），组成桶的最短的木条（代表最小养分）决定了桶中所能容纳的水量（代表产量）。应用最小养分律指导施肥时应注意的是：最小养分律中所说的最小养分，并不是土壤中绝对数量最少的那种养分，而是指相对于作物的需要来说最少的那种养分。最小养分也不是固定不变的，当一种最小养分得到补充和改善以后，另一种原来不是最小养分的营养元素可能会成为限制作物产量的新的最小养分，继续增加最小养分以外的其他养分，难以提高产量，降低施肥的经济效益。

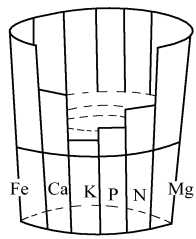


图 9-3　木桶原理

1-3　报酬递减律和米采利希学说

1-3-1　报酬递减律

18 世纪后期，法国古典经济学家杜尔格在对大量科学实验进行归纳总结的基础上提出了报酬递减律：从一定的土壤所获得的报酬随着向该土地投入的劳动力和资本数量的增加而有所增加，但随着投入的单位劳力和资本的增加，报酬的增加量却在逐渐减少。

报酬递减律是以科学技术不变和其他资源投入保持在某个水平为前提的，如果技术进步了，并由此改变了其他资源的投入水平，形成了新的协调关系，肥料报酬必然会提高。在一定的时间内，农业科学技术水平总是相对稳定的。与之相对应，包括其他肥料投入在内的多种资源投入总要保持在一个相对不变的协调水平上。在这种情况下，就不能期望随着一种肥料投入量的增加，作物产量也无限制的增加，而应依据当时的技术水平和其他资源的投入情况，确定能够获得最佳经济效益的某种肥料投入水平，实现肥料的最佳产投效果。

1-3-2 米采利希学说

米采利希学说是在最小养分律的基础上发展起来的,其基本内容可表述为:增加一单位某一生长因子所引起的作物产量的增长率,和该因子所能达到的最高产量与现有产量之差呈正比。即:

$$\frac{dY}{dX}=C(A-Y)$$

式中:X——施肥量;Y——产量;A——某种肥料所能达到的最高产量;C——比例常数,又称效应常数。

米氏学说只反映在其他技术条件现对稳定的情况下,某一限制因子投入(施肥)和产出(产量)的关系。若限制因子的施用超过最适数量就会成为毒害因素,不仅不能增产,反而会减产。因此,在施肥中要避免盲目性,以提高肥料利用率和发挥肥料的最大经济效益为终极目标。

2 施用方法

施用的目的是营养作物、培肥地力、提高产量和经济效益,生产上应根据作物的营养特点、土壤的供肥能力、肥料性质和气候特点等,因地制宜的采用不同的施肥方法,以获得肥料的最大效应,达到施肥的目的。我国农民有着丰富的施肥经验,总结出了看天、看地、看庄稼的施肥技术,现代农业则要求更高,特别是在施肥量和养分配比上要求的更严格,而在施肥环节上一般仍可分为基肥、追肥和种肥。

2-1 基肥

基肥是在作物播种或移栽前施入土壤的肥料,群众称之为底肥。基肥的用量较大,通常以有机肥为主,化肥为辅。化肥中大部分磷肥和钾肥作基肥,部分氮肥作基肥。基肥具有培肥和改良土壤及在整个生育期内为植物提供养分的作用,遵循肥土、肥苗和土肥相融的原则,基肥的施用方法有:

2-1-1 撒施

撒施是在耕地前将肥料均匀地撒于地表,再结合耕地将肥料翻于土中,这是最简单和最常用的一种方法。

2-1-2 条施和穴施

条施是结合犁地做垄,在行间开沟,将肥料施于沟内,覆土后播种的施肥方法,一般适用于单行距作物或单株种植的作物。条施比撒施肥料集中,有利于提高肥效。

穴施是在预定种植作物的位置开穴施肥或将肥料施于种植穴内,是一种比条施肥料更集中的施肥方法,适用于单株种植的作物。

2-1-3 环状沟施和放射状沟施

这两种方法适用于多年生木本植物,尤其是果树。环状沟施是在垂直于树冠外围的地方,开一环状沟,沟深、宽各 30~60 cm,将肥料施于沟内,施后覆土。第二年再施肥时,在第一年施肥沟的外侧再开沟施肥,以后逐年扩大施肥范围。

放射状沟施是在距树一定距离处，以树干为中心，向树冠外围开 4～8 条放射状直沟。沟深、宽各 50cm，沟长与树冠相齐，肥料施在沟内，施后覆土，以后每年交错位置开沟施肥。

2-1-4　分层施肥

通常在有粗、细肥搭配或施用磷肥时采用此法。将有机肥或磷肥翻入下层土壤，少量细肥及磷肥在耕地或耙地时混在上层土壤中，作物生长早期可利用上层的肥料，中后期则利用下层的肥料。这种方法一次施肥量较大，施肥次数少，肥效长，对于有地膜覆盖的作物尤其适用。

2-2　种肥

种肥是播种或定植时施在种、苗附近的肥料，其作用是为种子萌发或幼苗生长提供良好的营养条件和环境条件。化肥、有机肥、微生物肥料均可用作种肥，但有机肥必需是腐熟的，化肥中凡浓度过大、过酸或过碱、吸湿性强及含有毒副成分的肥料均不宜做种肥。种肥的施用方法有四种。

拌种：少量化肥或微生物肥料与种子拌匀后一起播入土壤，肥料用量视种子和肥料种类而定。

蘸秧根：将化肥或微生物肥料配成一定浓度的溶液或悬浊液浸蘸根系，然后定植。

盖种肥：先播种，后将肥料盖于种子之上，如草木灰适合于作盖种肥用。

条施和穴施：在行间或播种穴中施肥，方法同基肥的条施或穴施。

2-3　追肥

追肥是在作物生长发育期间施用的肥料，其作用是及时补充作物在生育过程中，尤其是作物营养临界期和最大效率期所需的养分，以促进生长，提高产量和品质。追肥时期视作物种类而不同，如水稻、小麦等作物一般在分蘖期、拔节期、孕穗期追肥，棉花、番茄一般在开花期、坐果期追肥等。追肥的施用方法有：

2-3-1　撒施

将肥料撒施地表，再结合中耕耕翻入土，适用于水稻、小麦等密植作物。

2-3-2　条施

适用于中耕作物，在作物行间开沟，将肥料施于沟内，施后覆土。

2-3-3　结合灌水施肥

将肥料溶于灌溉水中，使肥料随水渗入耕层，这种方法本身水、肥利用率就较高，在开沟条施或穴施困难的情况下这种方法更加适合。在有喷灌或滴灌的地块最好结合灌溉进行喷、滴灌施肥，具有省肥、渗透快、肥效高等优点。

2-3-4　根外追肥

将肥料配成一定浓度的溶液，喷在作物的叶面，通过叶部营养直接供给作物养分。这种施肥方法最适合于微量元素肥料的施用或在作物出现缺素症时施肥，对于大量元素肥料，根外追肥作为一辅助性手段，在作物发育的中、后期应用效果较好。根外追肥的关键是浓度，肥料的种类不同、作物不同或同一作物的不同生育时期，根外追肥的浓度均不同，生产上应根据实际情况，选用合适的肥料和适当的喷施浓度。

配方施肥

3-1 配方施肥的概念和内容

配方施肥是我国20世纪80年代形成的,建立在田间试验、土壤测定和植物营养诊断三大分支学科基础上的农业新技术。这一技术的推广应用,标志着我国农业生产中科学计量施肥的开始。专家将配方施肥定义为:"根据作物的需肥规律,土壤的供肥性能与肥料性质,在施用有机肥的基础上,提出N、P、K及微肥的适宜用量和比例以及相应的施肥技术。"由此可见,配方施肥的内容,包括着配方和施肥两个程序。配方的核心是肥料的计量,在农作物播种以前,通过各种手段确定达到一定目标产量的肥料用量,回答获得多少粮、棉、油,该施多少N、P、K等问题。施肥的任务是肥料配方在生产中的执行,保证目标产量的实现。根据配方确定的肥料用量、品种和土壤、作物、肥料特性,合理安排基肥、种肥和追肥的比例以及施用追肥的次数、时期和用量等。

3-2 养分平衡法配方施肥

养分平衡法是国内外配方施肥中最基本和重要的方法。此法根据农作物需肥量与土壤供肥量之差来计算实现目标产量的施肥量。由农作物目标产量、农作物需肥量、土壤供肥量、肥料利用率和肥料中有效养分含量等五大参数构成的平衡法计量施肥公式,可告诉人们该施多少肥料。

$$\text{计划产量施肥量}=\frac{\text{作物计划产量需肥量}-\text{土壤供肥量}}{\text{肥料利用率}(\%)\times\text{肥料中养分含量}}$$

3-2-1 目标产量指标

目标产量是决定肥料施用量的原始依据,是以产定肥的重要参数,通常用下列方法确定:

平均产量确定目标产量 采用当地前三年平均产量为基数,再增加10%~15%作为目标产量。如某地前三年作物的平均产量为玉米500 kg,则目标产量可定为550~575 kg。

土壤肥力确定目标产量 根据农田土壤肥力水平,确定目标产量,叫以地定产。在正常栽培和施肥条件下,农作物吸收的全部营养成分中有55%~80%来自土壤,余者来自肥料,任凭人们高肥大水,也改变不了这种状态。就不同肥力而言,肥地上农作物吸收土壤养分的份额多,瘦地上农作物吸收肥料中养分的份额相应较多。我们把土壤基础肥力对农作物产量的效应称为农作物对土壤肥力的依存率。即

$$\text{农作物对土壤肥力的依存率}(\%)=\frac{\text{无肥区农作物产量}}{\text{完全肥区农作物产量}}\times 100\%$$

也是我们通常所说的相对产量。掌握了一个地区某种农作物对土壤肥力的依存率后,即可根据无肥区单产来推算目标产量,这就是以地定产的基本原理和方法。目前,我国的以地定产的数学模型皆为指数式,也有不少地区以直线回归方程描述,但直线回归方程有一定条件,即在某一产量范围内,Y与X呈直线关系。

要建立一个地区某种农作物无肥区单产与目标产量之间的数学式,就要进行田间试验,最简单的试验方案是设置无肥区和完全肥区两个处理,布点合理并有足够的数量,一般不少于20个

点，小区面积 33 m^2，农作物生育期正常管理，成熟后单打单收。例如：某地农田地力测定，将其中各点的无肥区玉米单产和完全肥区玉米的产量数据换算成依存率（表 9-16），再以依存率为纵坐标，无肥区单产为横坐标，进行回归统计，得知依存率与无肥区产量之间呈显著的线性正相关。即

$$X/Y=16.53+0.13X \text{ 转换得 } Y=X/(16.53+0.13X)$$

根据上式即可确定该地玉米的目标产量应在 470～610 kg 之间比较合适，离此范围就难以准确估算目标产量（表 9-17）。

表 9-16　某地玉米对土壤肥力的依存率

地号	无肥区产量／(kg/亩)	完全肥区产量／(kg/亩)	依存率／%	地号	无肥区产量／(kg/亩)	完全肥区产量／(kg/亩)	依存率／%
1	351	529	66	15	386	579	67
2	341	571	60	16	303	560	54
3	484	618	78	17	239	466	51
4	478	595	80	18	212	489	43
5	440	601	73	19	305	478	64
6	362	519	70	20	391	649	60
7	352	498	71	21	257	452	57
8	369	482	77	22	231	436	53
9	319	483	66	23	275	457	60
10	372	553	67	24	323	639	51
11	398	505	79	25	382	677	56
12	306	611	50	26	289	710	41
13	485	642	76	27	252	551	46
14	200	654	31	28	169	424	40

表 9-17　沈阳地区根据无肥区产量推算目标产量（单位 kg）

无肥区	200	250	300	350	400	450	500
目标产量	470	510	540	564	584	600	613

也许有人会说，基础肥力 200 kg/亩的地块，通过大量施肥后可获得远高于 454 kg/亩的产量。事实也存在这种情况，但是这种不考虑成本的肥料投资是现代农业生产所不能接受的，这方面，我们已有不少教训。不考虑农田基础地力，主观确定一个过高的目标产量而进行不计成本盲目大量投肥的做法，高产指标虽能预期达到，然而却无推广价值。

以地定产式的建立，为配方施肥确定目标产量提供了一个较为精确的算式，把经验性估产提高到计量水平，可以说是我国肥料工作者的一大贡献。应当指出，以地定产式的建立是以农作物

对土壤肥力的依存率为其理论基础，就是说基础地力确定目标产量，对土壤无障碍因子、气候、雨量正常的广大地区具有普遍的指导意义，若土壤水分不能保证，或有其他障碍因子存在，确定目标产量需另觅其他途径。

3-2-2　农作物的需肥量

农作物从种子萌发到种子形成的一世代间，需要吸收一定量养分，以构成自体完整的组织。对正常成熟农作物全株养分进行化学分析，测定出 100 kg 经济产量所需养分量，即形成 100 kg 农产品时该作物需吸收的养分量。这些养分包括了 100 kg 产品及相应的茎叶所需的养分在内，不包括地下部分。依据 100 kg 产量所需养分量，可以计算出作物目标产量所需养分量（表 9-18）。

表 9-18　作物形成 100 kg 经济产量所需吸收 N、P、K 的大致数量

作　物	收获物	形成 100 kg 经济产量所吸收的养分数量/kg		
		N	P_2O_5	K_2O
水稻	籽粒	2.10～2.40	0.90～1.30	2.10～3.30
玉米	籽粒	2.57	0.86	2.14
谷子	籽粒	2.50	1.25	1.75
高粱	籽粒	2.60	1.30	3.00
马铃薯	块茎	0.50	0.20	1.06
大豆	豆粒	7.20	1.80	4.00
花生	荚果	6.80	1.30	3.80
棉花	籽棉	5.00	1.80	4.00
油菜	菜籽	5.80	2.50	4.30
烟草	叶片	4.10	0.70	1.10
甜菜	块根	0.40	0.15	0.60
芝麻	籽粒	8.23	2.07	4.41
黄瓜	果实	0.40	0.35	0.55
芸豆	果实	0.81	0.23	0.68
茄子	果实	0.30	0.10	0.40
番茄	果实	0.45	0.50	0.50
胡萝卜	块根	0.31	0.10	0.50
萝卜	块根	0.60	0.31	0.50
洋葱	葱头	0.27	0.12	0.23
芹菜	全株	0.16	0.08	0.42
菠菜	全株	0.36	0.18	0.52
大葱	全株	0.30	0.12	0.40

续表

作　物	收获物	形成 100 kg 经济产量所吸收的养分数量/kg		
		N	P_2O_5	K_2O
梨(廿世纪)	果实	0.47	0.23	0.48
葡萄(玫瑰)	果实	0.60	0.30	0.72
苹果	果实	0.48	0.20	0.76
甘薯	块根	0.35	0.18	0.55

$$\text{作物目标产量所需养分量}=\frac{\text{目标产量}}{100}\times 100\ \text{kg 产量所需养分量}$$

3-2-3　土壤供肥量

土壤供肥量是百余年来国内外学者最为关注的重要议题之一，目前测定土壤供肥量最经典的方法是在有代表性的土壤上设置肥料五项处理的田间试验，分别测出供 N，供 P_2O_5，供 K_2O 量。例：

某水稻三要素五项处理产量结果(单位 kg/亩)如下：

处理	CK	PK	NK	NP	NPK
产量/(kg/亩)	280	300	388	372	400

则：

$$\text{土壤供氮量}=\frac{\text{无氮区作物产量}}{100}\times 100\ \text{kg 经济产量需氮量}$$

$$=\frac{300}{100}\times 2.1\ \text{kg/亩}=6.30\ \text{kg/亩}$$

同理：

$$\text{土壤供磷量}=\frac{388}{100}\times 1.25\ \text{kg/亩}=4.85\ \text{kg/亩}$$

$$\text{土壤供钾量}=\frac{372}{100}\times 3.13\ \text{kg/亩}=11.64\ \text{kg/亩}$$

3-2-4　肥料利用率

肥料利用率是指当季作物从所施肥料中吸收的养分占施入肥料养分总量的百分数。肥料利用率常规下可以用田间差减法求得，即在田间设置施肥和不施肥两个处理试验，施肥区作物所吸收的养分减去土壤供肥量，即是作物从肥料中吸收的养分数量，再除以施用养分的总量即为肥料利用率。

$$\text{肥料利用率}=\frac{\dfrac{\text{施肥区产量}-\text{无肥区产量}}{100}\times 100\ \text{kg 经济产量需养分量}}{\text{施入养分总量}}\times 100\%$$

3-2-5 肥料中养分含量

可以从肥料的包装标识或在实验室实际测定获得该项指标。

3-2-6 确定施肥量

某水稻无肥区产量360 kg/亩,如果NH_4HCO_3的利用率为40.8%,NH_4HCO_3的含N量为16.5%,欲达550 kg/亩,应施多少碳酸氢铵?

$$施肥量(NH_4HCO_3)=\frac{550/100\times2.1-360/100\times2.1}{16.5\%\times40.8\%}\ kg/亩\approx60\ kg/亩$$

这里需要特别说明的是,如果田间同时施用了有机肥料,那么,在计算化肥用量时,还必须将有机肥料的供肥量扣除。有机肥料的养分供应量(供肥量)=有机肥料的施用量×有机肥料中养分含量×有机肥料中该养分的利用率。

3-3 肥料效应函数法配方施肥

肥料效应函数法是以田间生物试验为基础,采用先进的回归设计,将不同处理得到的产量,进行数理统计,求得在供试条件下作物产量与施肥量之间的数量关系,即肥料效应函数或肥料效应方程。根据此方程,不仅可直观地看出不同肥料的增产效应趋势和两种肥料配合施用时的交互效应,而且还可以计算最高产量施肥量和经济最佳施肥量,作为配方施肥决策的重要依据。

3-3-1 肥料的增产效应

人们通过长期的生产实践知道,施用肥料能提高作物的产量。17世纪40年代,农业化学的奠基人李比希在创立著名的最小养分律之后,曾设想农作物产量(Y)与最小养分(X)之间呈$Y=a+bX$的线性关系,把农作物产量视为施肥量的函数。后来,经各国科学家的试验研究,又仰仗化学、土壤学和经济学理论的发展,证实农作物产量与施肥量之间确实存在着严密的数学关系,而且要比李比希当年设想的复杂得多。作物对所施肥料在产量上的反应叫做肥料效应。

赫锐格用大麦进行N素砂培试验表明,随着氮素用量的增加,递增等量氮素的增产量,开始时表现为递增,但超过一定限度后,则开始递减,总产量曲线呈"S"型。这种曲线形式,在田间条件下,当土壤供肥水平很低时,也可以出现。米采利希深入探讨了作物产量与养分供应量之间的关系,并且最早用严格的数学方程式表示其数量关系,即:$dY/dX=c(A-Y)$或$Y=A(1-e^{-cx})$。此式表明施肥量与产量的关系,是一指数曲线形式。

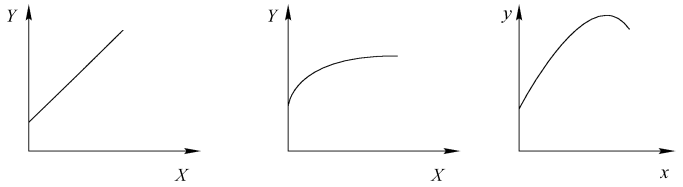
大量的试验证明,当施肥量超过最高产量施肥量时,作物产量随施肥量的增加而减少,为了反映超过最高产量后而减产的效应,许多科学家用二次抛物线的形式来反映施肥量与产量的关系,其通式为$y=b_0+b_1x+b_2x^2$。在农业生产中,肥料的增产效应,往往一开始即呈递减的趋势,肥料效应函数曲线往往呈二次抛物线的形式。(图9-4)

3-3-2 肥料效应的三个阶段

在表述肥料效应的三个阶段以前,首先介绍几个有关的专用名词:

平均产量:单位施肥量的农作物总增产量,即为平均产量或平均增产量。平均产量$=\Delta Y/X$,$\Delta Y=Y-Y_0$。

边际产量:每增施单位量肥料所增加的总产量。$MP=\Delta Y/\Delta X$——平均边际产量,$MP=dY/dX$——精确边际产量,即总产量曲线上某点的斜率。边际是表示后一处理对前一处理的变动。



直线模式　　指数模式　　抛物线模式

图 9-4　肥料效应的数学模型

边际收益：边际产量乘以产品价格称为边际收益。

边际成本：即肥料价格。

肥料效应的三个阶段（图 9-5）：

第一阶段——不完全合理施肥阶段：总产量随施肥量的增加而增加，平均产量随施肥量的增加而增加，直至最高，此点为第一阶段和第二阶段的分界线，边际产量随施肥量的增加而增加，直至总产量曲线上的转折点时达最高，以后递减。作物的增产潜力没有得到充分发挥。

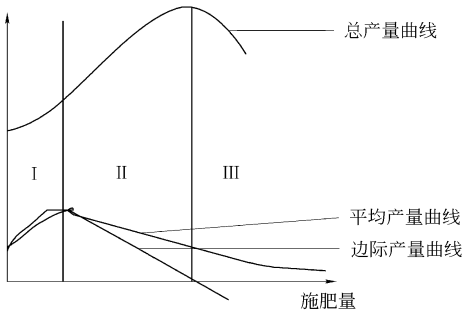


图 9-5　肥料效应的三个阶段

第二阶段——完全合理施肥阶段：总产量随施肥量的增加而增加，但增产速度逐渐慢下来，平均产量随施肥量的增加而不断下降，边际产量随施肥量的增加而不断下降，直至为 0，总产量达最高，但施肥的总收益已开始下降，总收益不再增加，故属于合理施肥阶段，也称效益递减阶段。

第三阶段——不合理施肥阶段：总产量随施肥量的增加而下降，平均产量继续下降，边际产量出现负值，总收益明显降低，故为不合理施肥阶段。

3-3-3　最高产量施肥点和经济最佳施肥点的确定

对肥料效应函数方程式 $y=b_0+b_1x+b_2x^2$，有 $dy/dx=b_1+2b_2x$，当 $dy/dx=0$，$d^2y/dx^2=2b_2<0$ 时，此函数有极大值，此时总产量按一定的递增率增加，因此最高产量施肥点应是边际产量等于 0 时的施肥量，即：$b_1+2b_2x=0$，$x=-b_1/2b_2$。

在肥料效应的第二阶段内，肥料效应的变化是符合报酬递减律的，当连续增施肥料 Δx 时，增产量 Δy 不断下降，即边际产量递减：$\Delta y_1/\Delta x_1>\Delta y_2/\Delta x_2>\cdots\Delta y_n/\Delta x_n$，肥料的经济效益将依次出现下列的变化：

$\Delta y\cdot P_y>\Delta x\cdot P_x$　　边际收益＞边际成本

$\Delta y\cdot P_y=\Delta x\cdot P_x$　　边际收益＝边际成本

$\Delta y\cdot P_y<\Delta x\cdot P_x$　　边际收益＜边际成本

式中：P_x——肥料价格，即边际成本；P_y——产品价格。

当边际收益等于边际成本时，说明利润的增加量为 0，此时利润最大，因此，经济最佳施肥点应是边际收益等于边际成本时的施肥量，即：$(dy/dx)\cdot P_y=P_x$ 时的施肥量。

肥料效应函数法配方施肥实例：

某地冬小麦施用氮肥的效应如下表。

氮素用量/(kg/亩)	产量/(kg/亩)	递增 3 kg 氮素的增产量/(kg/亩)
0	275 5	
3	379 5	104
6	430 5	51
9	490	5 5
12	478 5	−11. 5
15	432	−46 5

经回归统计，其肥料效应函数为：

$$Y=273\ 31+20\ 34x-0\ 99x^2$$

Y 为产量，x 为施肥量。

根据以上分析，边际产量 $dY/dx=20\ 34-1\ 98x$，当边际产量为 0 时，有最高产量施肥量：$x_{最高}=(20\ 34/1\ 98)\ kg=10\ 27\ kg$。若每千克小麦价格为 1. 0 元，每千克 N 肥的价格为 1. 55 元，那么，当边际收益等于边际成本时，有经济最佳施肥量：

$$(20\ 34-1\ 98x)\times 1\ 0=1\ 55,\qquad x_{最佳}=9\ 5\ kg$$

以上计算都是根据一定条件下的田间试验结果，因此，它的适用范围是受一定条件限制的。个别地块的田间试验结果，不能作为指导整个地区的施肥依据，当土壤、气候和技术等条件发生变化时，肥效的增产效应也必然随之变化，因此，肥料效应曲线不可能是固定不变的，效应曲线的模式也不会是千篇一律的，在应用肥料效应函数法配方施肥时必须加以注意。

复习思考题

1　什么是基肥、追肥和种肥？在植物营养上各有什么作用？

2　什么是养分平衡法配方施肥？请根据本地实际，制订一养分平衡法配方施肥计划。

3　什么是肥料效应函数法配方施肥？请根据本地实际，制订一肥料效应函数法配方施肥计划。

本章小结

植物营养是施肥的理论基础，已经确定的高等植物正常生长发育所必需的营养元素有：C、H、O、N、P、K、Ca、Mg、S、B、Mn、Mo、Zn、Cu、Fe 和 Cl 等十六种，它们在植物营养上是同等重要和不可代替的。在土壤中它们可以通过截获、扩散和质流等途径向根系运转而被吸收，温度、土壤通气性、土壤酸碱性、土壤水分和作物根的营养特性等都影响植物对养分的吸收。根外营养是对根部营养的重要补充，也是经济有效施用微肥的一种

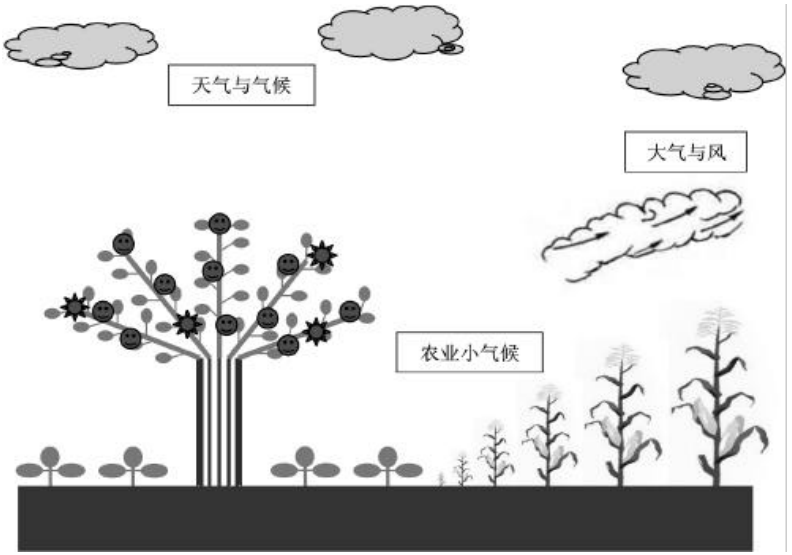
方式。土壤养分状况直接影响植物的营养水分，氮在土壤中通常以铵态氮、硝态氮、水溶性有机态氮、水解性有机态氮和非水解性有机态氮等形态存在，是植物可吸收利用的有效氮。土壤中的磷主要以水溶性磷、弱酸溶性磷、难溶性磷和有机磷等形态存在，土壤中钾的存在形态有水溶性钾、交换性钾、缓效钾和矿物钾等。

化学肥料是指用化学方法制造或者开采矿石经过加工而成的肥料，包括氮肥、磷肥、钾肥、微肥和复合肥等，施用时应根据土壤条件、植物的营养特点和肥料本身的性质等综合考虑。有机肥料是指含有大量有机物质的肥料，有粪尿肥、堆沤肥、秸秆还田、沼气发酵肥、腐殖酸肥料、土杂肥等。有机肥料的腐熟程度、植物营养特点、气候、土壤条件等均与有机肥料的施用密切相关。配方施肥是根据作物的需肥规律、土壤的供肥性能和肥料效应，在施用有机肥的基础上，提出 N、P、K 及微肥的适宜用量和比例以及相应的施肥技术。目前常用差分平衡法配方施肥和肥料效应函数法配方施肥两种方法。

能够指示方向的植物

在非洲南部大邓马瓜沙漠里，生长着一种名叫哈夫盟斯的植物，哈夫盟斯的花永远指着北方，人们又称“指北花”。研究证明，这种植物的向光性特别强，它的花对阳光更敏感。大邓马瓜沙漠在赤道以南，在当地太阳是从北方照射的，它的花就始终向着北方。向日葵也有向阳性，只是向日葵的茎比较软，能够随着太阳灵活转动。而哈夫盟斯因沙漠缺水，花茎很硬，花的指向总是固定不变的。

第十章　植物生长与气候环境



目的要求：了解气候的种类，认识各种气候的形成特点及条件，掌握各种气候特别是灾害性天气对植物生长的影响，重点掌握我国农业节气特点和农田小气候的特征及改造、调节方法。

学习要点：气压，大气环流，风的形成，风的种类，风与农业生产的关系。气团，锋，寒潮，霜冻，倒春寒，低温冷害，连阴雨，洪涝，干旱，干热风，冰雹，台风，农田光照、温度、湿度、CO_2 分布。二十四节气，农田小气候。

技能培训：环境温湿度和光照强度测定（详见实验实训指导）。

植物借助根固定在土壤上，生存于大气当中。大气的成分、大气的温度、大气的湿度、大气的运动，天气的晴、阴、冷、暖、雨、雪、风、霜、雾和雹等都会直接对植物的生长发育产生的影响。

第一节　大气与风

地球表面的空气处于不断的运动之中，空气相对于地面的水平运动就形成风。风是空气质量及各种物理属性如热量、动量、水汽、二氧化碳和灰尘等输送的动力，农田中热量、水汽、二氧化碳等的调节主要是借助风的作用。风也是天气变化和气候形成的重要因素。空气（大气）的质量导致空气对地球产生一定的压力，大气压力的大小、分布与风的形成有着密切的关系。

1　大气压力

1-1　大气压力

由于地球引力的作用，大气具有一定的重量，地面上单位面积所承受的大气的压力简称气压（大气压强），其单位为 hPa（百帕）。在纬度为 45°的海平面上，气压为 1013.2 hPa，称为一个标准大气压。气压是空气分子运动和大气综合作用的结果。

1-2　气压的变化

一天当中，早晚气压上升，午后气压下降。一年当中，冬季（一月）气压最高，夏季气压（七月）最低。空气的密度随高度的升高而变小，大气的厚度随高度的升高而变薄，同一地点，随海平高度的上升，气压值逐渐下降。气温的变化也能导致气压发生变化，较冷的地区气温低，空气柱冷却收缩，气压值升高；较暖的地区，气温高，空气受热膨胀向四周扩散，使气压值降低。

由于地球表面各点的热力差异，造成了在大气层不同层次的各个水平面上，气压的分布也存在有差异。把各地实测的气压数值填写在一张图上，气压相同的各点连成的曲线称等压线，这种绘有一系列等压线的特制地图就是等压线图（图 10-1）。气象上把由高压指向低压，垂直于等压线的方向上，单位水平距离内的气压差称作水平气压梯度。等压线图上，等压线越密集的地区，水平气压梯度越大；等压线越稀疏的地区，水平气压梯度越小。

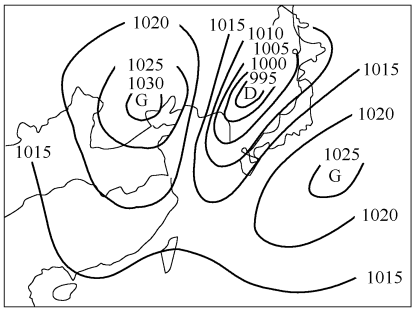


图 10-1　海平面等压线图

2　风的形成和变化

空气的水平运动称为风。风是矢量，包括风向和风速，风还具有阵性。风向是指风吹来的方向，陆地上常用 16 个方位表示，用拉丁文缩写字母记录（图 10-2）。天气报告中，当风在某个方

位摇摆不定时，则加以“偏”字，如“偏东风”。风速是单位时间内空气水平移动的距离，单位为米/秒（m/s），气象报告中常用风级来表示，风级是根据风力大小划分的。通常用13个等级表示风速。风的阵性是指摩擦层中在固定的空间位置上，出现的风向不稳定和风速明显变动的现象。因为气流受地面阻力和热力影响，产生许多不规则漩涡。当这些漩涡与气流总方向一致时，形成瞬间极大风速，即阵风。一天之中，夏季中午前后，风的阵性增大，夜晚阵性减弱。一年里，春季风的阵性大，冬季风的阵性小。

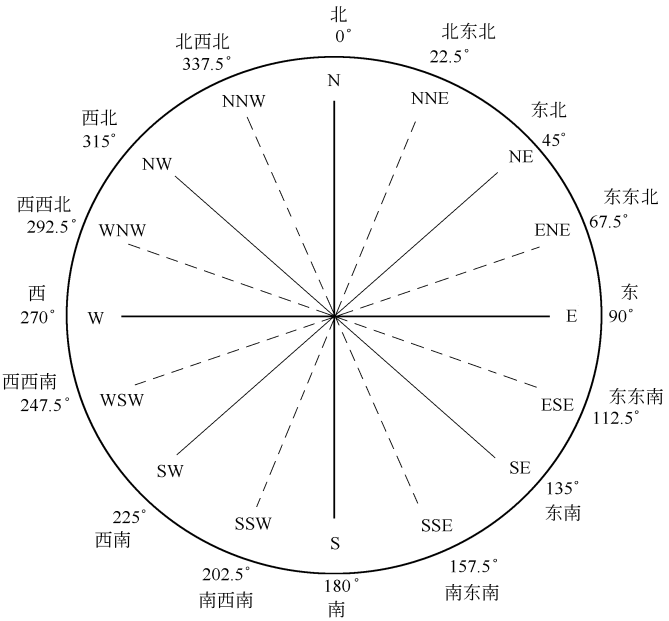


图 10-2　风向方位示意图

2-1　风的成因——热成环流

风是由于水平气压梯度的存在所引起的，而产生气压梯度的主要原因是地球表面各地热力情况不同，造成水平方向上温度分布的不均匀，也就是人们所说的“热极生风”的道理。

假如A、B两地从地面到高空，各个高度上气温、气压彼此相等，在这种情况下，各高度上没有水平气压梯度，也就不产生风。若A地气温高于B地气温，在低层大气中，冷区（B地）近地面气压高于暖区气压，空气沿水平气压梯度所指方向从冷区（B地）近地面流向暖区（A地）地面，然后在A地受热膨胀上升到暖区高空。而在高层大气中，暖区（A地）气压高于冷区（B地）气压，空气沿水平气压力的方向从暖区（A地）上空流向冷区（B地）上空，然后冷缩下沉补充冷区地面流走的空气。这样，就在A、B两地间形成了一个空气环流，称作热成环流。热成环流是许多地方性风形成的主要原因。

2-2　风的变化

运动着的空气质点与地面之间、空气与空气之间，都有摩擦作用存在。15000 m 以下的大气层称为摩擦层，在摩擦层中，空气运动受到的摩擦力随高度的升高而减小，风速随高度的升高而加大。在气压形势稳定时，风有明显的日变化，50～100 m 的大气层内，日出后风速逐渐加大，午后达到最大，夜间风速减小。100 m 以上的大气中，风速日变化与下层大气的情况正好相反，最大值出现在夜间，最小值出现在白天午后。风的年变化与气候、地理条件有关，在北半球的中纬度地区，一般风速的年最大值出现在冬季，最小值出现在夏季。我国大部分地区春季风速最大，因为春季是冷暖交替的时期。

3　大气环流与地方性风

3-1　大气环流

地球上各种规模大气运动的综合表现，称作大气环流，它是由各种相互有联系的气流如水平气流与垂直气流、地面气流与高空气流以及大范围天气系统所构成的。

如果没有地球自转所产生的地转偏向力的作用，如果地球表面是均匀一致的，那么在地球上由于赤道的温度高，南北两极的温度低，使赤道附近的空气受热膨胀上升，极地附近的空气则冷缩下沉。在高空，赤道的气压高于同一水平面上极地的气压，空气从赤道上空流向南、北两个极地上空，后冷缩下沉到极地地面。这样在近地面就形成了南北两个极地高压带和与此相对应的赤道低压带，空气从南、北极地近地面流向赤道近地面。南北两个半球各形成一个闭合环流，这种简单的经圈环流就是大气单圈环流（图 10-3）。

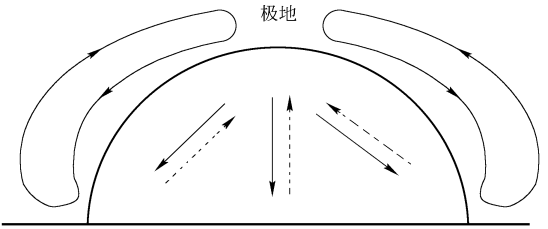


图 10-3　大气单圈环流示意图

由于地球的自转，大气单圈环流是不存在的。在地转偏向力的作用下，从赤道上空流向南、北两极的气流逐渐偏离经线方向，到了纬度 30°附近，地转偏向力增大到与气压梯度力相等时，气流就沿纬圈自西向东运行，空气在此不断堆积下沉，在南、北纬 30°附近堆积起来，形成副热带高压带。在纬度 60°的温带地面，气压相对于极地和副热带来说显著降低，形成副极地低压带。副热带的近地层空气在水平气压梯度力作用下，分别流向赤道和副极地。其中流向赤道的一支气流在地转偏向力作用下，在北半球偏成东北风，此风常年如此“颇守信用”，被称为信风。南北两个半球的信风在赤道附近又辐合上升，然后又向两个半球的副热带上空流去，在北半球偏成西南风，它与低层信风方向相反，故称反信风。这样在热带地区的地面和高空就形成了“信风－反信风”热带环流圈。

从副热带地面流向副极地的另一支气流，在北半球由于地转偏向力作用偏成西南风，在对流层内随高度增加风向逐渐右偏，在高空形成了西风急流。在北半球，由于地转偏向力作用偏成东北风，称作极地东风，它与中纬度盛行的西风暖流相遇，使暖空气被迫抬升到极地上空，然后下沉

补偿极地南流的空气，形成极地环流圈。

在对流层以上的平流层中，气压梯度力方向是从极地指向赤道的，空气从极地流向赤道，它与中纬度地区对流层内的西风组成了巨大的中纬度环流圈。

热带环流、中纬度环流和极地环流构成大气环流的三圈模式（图 10-4），这是全球性气压带和风带形成的主要原因。

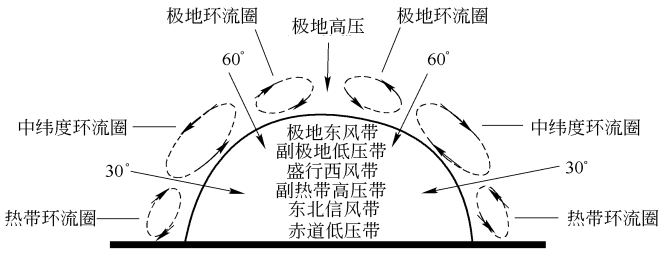


图 10-4　大气三圈环流示意图

3-2　地方性风

3-2-1　海陆风

海滨地区，白天风由海上吹向陆地，称作海风，夜间风由陆地吹向海上，称作陆风，这种风向日日夜夜交替且风力较清和的风合称为海陆风。海陆风以昼夜为周期风向发生变化，也是一种热成环流（图 10-5）。白天，陆地增温比海上剧烈，近地面低层大气中，产生从海上指向陆地的水平气压梯度力，下层风从海上吹向陆地形成海风，高层则是风从陆地吹向海洋，构成白天的海风环流。夜间，陆地降温比海上迅速，低层大气中，水平气压梯度力是从陆地指向海上，下层风从陆地吹向海上形成陆风，高层风则从海上吹向陆地，构成夜间的陆风环流。海风给沿海地区带来丰盛的水汽，在陆上形成云雾，缓和了温度的变化。所以海滨地区，夏季比内陆凉爽，冬季比内陆温和。

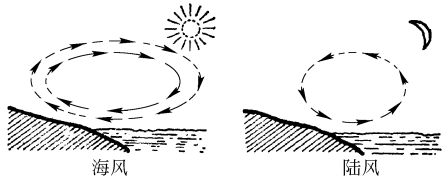


图 10-5　海陆风形成示意图

3-2-2　山谷风

山区，白天风从山谷吹向山坡，称作谷风，夜间风从山坡吹向山谷，称作山风，二者合称山谷风。山谷风的形成是由于山坡与谷地同高度上受热和失热程度不同而产生的一种热力环流（图 10-6）。白天，靠近山坡的空气温度比同高度谷地上空的气温要高，其空气密度较小，于是暖空气沿山坡上升到山顶，然后流向谷地上空，谷中气流则下沉补充坡面上升的空气，就形成了谷风环流。夜晚，山坡由于地面有效辐射使气温比同高度谷地上空气温降低得快，冷

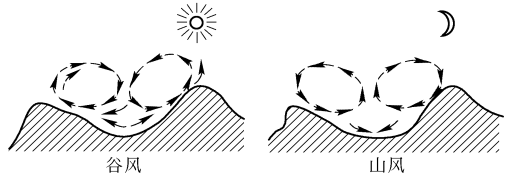


图 10-6　山谷风形成示意图

而重的空气顺坡流入山谷，气流在谷地又辐合上升形成了山风环流。

谷风能把白天的暖空气向山上输送，使坡岗山前的植物物候期、成熟期提早。谷风还可把谷地水汽带上山顶，在夏季水汽充足时常常可凝云成雨，这对山区林木和作物生长很有利。山风可以降低温度，这对植物同化产物积累尤其是在秋季对块根、块茎等贮藏器官的膨大很有好处。山风还可使冷空气聚集在谷地，在寒冷季节造成“霜打洼”现象，而山腰和坡地中部，由于冷空气不在此沉积，往往霜冻较轻。

3-2-3　焚风

当气流跨过山脊时，在山的背风面，由于空气的下沉运动产生一种热而干燥的风，称作焚风。焚风的形成原因是未饱和的暖湿空气在运行途中遇山受阻，在山的迎风坡被迫升抬，是一个绝热降温过程，上升到一定高度后，因气温降低，空气达到饱和而凝结，形成雨雪降落在迎风坡。这样气流到了山顶之后，由于失去了那部分已凝结降落的水汽而变得干燥了。当空气越过山顶顺坡而降时，又因凝结时放出的潜热，此时在背风坡不能用于那部分水滴的蒸发，只能用于加热空气。结果，空气在背风坡的下沉运动是一个绝热增温过程，气温大幅度提高，相对湿度大幅度下降，形成了热而干燥的焚风（图10-7）。不论冬夏昼夜，焚风在山区都可以出现。焚风能形成森林火灾和旱灾，但焚风也可使初春的冰雪融化，利于灌溉。夏季焚风可以使谷物和水果早熟。

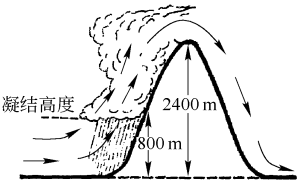


图10-7　焚风形成示意图

4　风与农业生产

风是植物生态环境的一个重要因素，风直接或间接地影响作物和林木的生长发育。

4-1　风对农林生产的作用

微风、和风对植物生长是有利的，风能够促进空气的乱流交换，使热量、水汽、二氧化碳在地面与作物层以及空气之间的传递、输送作用增强，使作物层内的温湿度得到调节，避免了某个层次上出现过高（或过低）的温度、过大的湿度，以利于植物的正常生长。地面剧烈降温的夜里，风可以把大气中热量传给地面，缓和了地表的温度的降低，所以在有风的夜里，往往不易发生霜冻。

微风能吹走叶片表面的水汽，提高植物蒸腾速度，降低植物体温，增加根系吸收能力。枝叶也在微风下频频摆动，不断变换方位来充分获取光照。作物栽培上，要求群体能够通风透光，栽植行向要尽量与生育期中当地的盛行风向平行，以保证行间气流畅通。果树修剪措施其功用之一也是为了树冠内部风、光条件良好，防止由郁闭造成局部温湿度过大，引起病虫害和内膛秃裸造成结果部位外移，从而延缓树体衰老，保证丰产、稳产，提高果实品质。

在植物的花期，和风帮助授粉是自然界对植物的一大优惠。风还可传播植物种实，帮助植物繁殖，这对森林、植被的天然更新很有益处。

动脑筋
怎样理解农村防护林带的作用？

4-2　风对农林生产的危害

大风（6级以上）能吹断林木，使作物倒伏和果、蔬落花落果，引起减产。干燥条件下，风使植物蒸腾失水过度而干枯。沿海地区的海风使植物表面留下一层盐分，造成了抗盐性弱的植物失水萎蔫。风还能吹失表土，引起植物根系裸露。刮起的灰沙在植物花期落在柱头上，阻碍了授粉结实，农业上说“霜打梨花收一半，沙打梨花一场空”就是这个道理。风也能传播病原体和害虫，造成病虫害蔓延。

复习思考题

1　什么叫大气压力？大气压力的变化有什么规律？
2　运用“热成环流”原理说明风是如何形成的。
3　什么叫大气环流？大气三圈环流是怎样产生的？
4　简述海陆风、山谷风和焚风的形成及对环境的影响。
5　风与农业生产有什么作用。

第二节　天气与气候

天气是指一定地区气象要素和天气现象表示的一定时段或某时刻的大气状况，如晴、阴、冷、暖、雨、雪、风、霜、雾和雷等。气候是指多年大气统计状态，包括平均状态和极端状态，用温度、湿度、风、降水等气象要素的各种统计量来表达。

1　主要天气系统及天气特征

各种气象要素和天气现象在空间的分布组成了各种天气系统，如高压、低压、气团、锋、气旋和低压槽等。天气系统是互相联系，互相制约，也可相互转化的。将天气系统互相联系，互相制约的形势，称为天气形势。天气形势、天气系统和天气现象随时间的演变历程叫天气过程。

1-1　气团

气团是指在水平方向上物理性质比较均匀而范围较大的大块空气。气团的物理性质主要是指对天气有控制性影响的温度、湿度和稳定度三个要素。气团的水平范围可达几百到几千千米，厚度可达几千米到十几千米。依气团移动时与所经之地之间的温度情况，可将气团分为冷气团和暖气团两种，如果气团是向比它冷的地面移动，称为暖气团，这种气团所经之地变暖，而本身变冷 如果气团是向比它暖的地面移动，称为冷气团，这种气团所经之地变冷，而本身变暖。暖气团多为稳定气团，典型天气是连绵成云，不会产生大的降水，只有小雨或毛毛雨，常有雾。冷气团多为不稳定气团，常有一些对流云，特别是移动较快的冷气团，因为地面温度较高，常有强烈对流，形成积雨云，产生阵性降水。

1-2　锋

1-2-1　锋

两种性质不同的气团相遇时其间形成的狭窄而倾斜的过渡带称为锋，也叫锋区。锋的水平长度有几百甚至上千千米，过渡带的宽度在近地面层为几十千米，可近似地把锋看作是没有厚度的面，称为锋面。锋的下面是冷气团，暖气团在上方。锋面与地平面的交线称锋线，根据锋的移动方向，可以把锋分为暖锋、冷锋、准静止锋和锢囚锋。

1-2-2　锋面天气

由于锋面两侧的气压、湿度、风等气象要素差异较大，具有突变性，锋面附近常形成的云、雨、风等天气，称为锋面天气。

暖锋天气　暖锋坡度比较小，上升运动比较慢，暖空气可以滑升到很远的地方，因而在锋前产生大范围的云区和降水，云序为卷云、卷层云，高层云和雨层云，连续性降水，降水区宽 200 km 以上（图 10-8）。

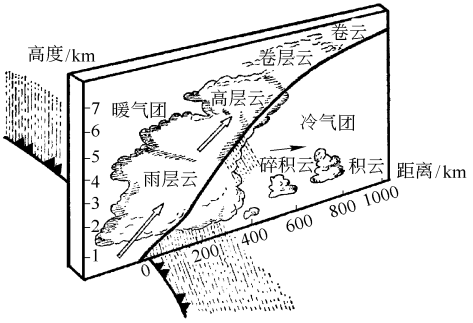


图 10-8　暖锋天气

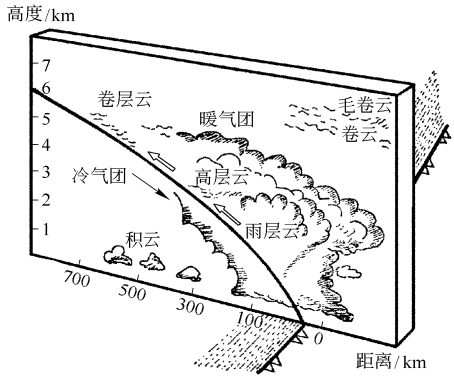


图 10-9　缓行冷锋天气

缓行冷锋　锋面坡度较小，当冷空气插在暖空气下面前进时，暖空气被迫在冷空气上面平稳滑升，云和降水区的分布与暖锋大致相似，只是暖锋云雨在锋前，冷锋云雨在锋后。云序排列顺序相反，连续性降雨，雨区较窄，200 km 以内（图 10-9）。

急行冷锋　锋面坡度较大，在地面附近，近于垂直，且速度较快，因此锋前暖空气产生强烈的上升运动，地面锋线附近常形成积雨云，出现雷雨阵性降水天气，但云雨区很窄，一般只有几十千米。冷锋过境，狂风暴雨，雷电交加，锋线一过，天气立即转晴（图 10-10）。

静止锋天气　锋面两侧冷暖气团势均力敌，锋面很少移动。云雨区的宽度比较大，降水时间较长，往往是连绵细雨不断（图 10-11）。

锢囚锋天气　锢囚锋是冷锋、暖锋或两条冷锋合并而成。锢囚锋天气，仍然保持着原来冷锋、暖锋的特征，但由于锢囚后，暖空气被抬升到很高的高度，因此云层增厚，降水增强，雨区扩大，两者锋线均有降水，风力界于冷、暖锋之间（图 10-12）。

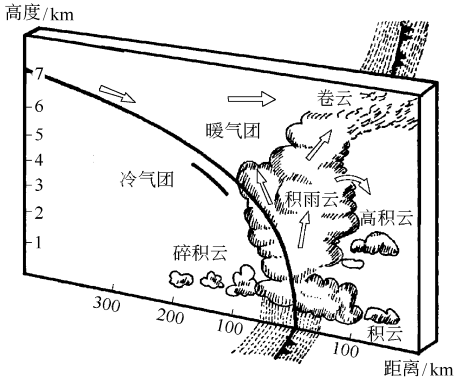


图 10-10　急行冷锋天气

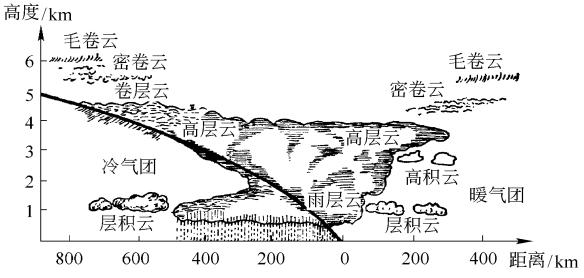


图 10-11　静止锋天气

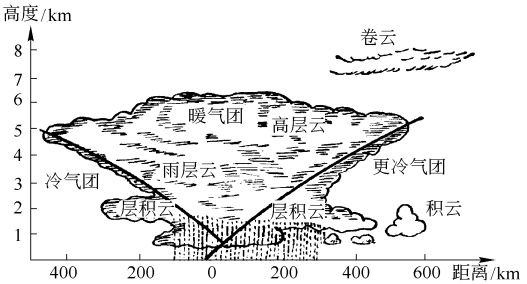


图 10-12　锢囚锋天气

1-3　气旋与反气旋

气旋是占有三度空间的，在同一高度上中心气压低于四周的大尺度漩涡，气旋也叫低气压（图 10-13）。气旋的范围由地面天气图上最外围的闭合等压线的直径来确定，气旋的直径 200～3000 km。气旋的强度一般用其中心气压值来表示，中心气压值越低，气旋越强，地面气旋的中心气压值一般在 970～1010 hPa。在北半球，气旋范围的空气做逆时针方向旋转，近地面层中由于摩擦作用，气旋中心流是辐合上升的，上升气流绝热冷却，发生水汽凝结，因此，气旋内多为阴雨天气。

反气旋也称高气压，是中心气压比四周气压高的水平空气涡旋（图 10-13）。反气旋的范围比气旋大得多，大的反气旋可以和最大的大陆或海洋相比。反气旋中心的气压值越高，反气旋的强度愈强，地面反气旋的中心气压值一般为 1020～1030 hPa。在北半球，反气旋范围内的空气顺时针方向旋转，近地面层的反气旋中，气流是辐散下沉，因此反气旋控制地区的天气以晴朗少云，风力渐稳为主。

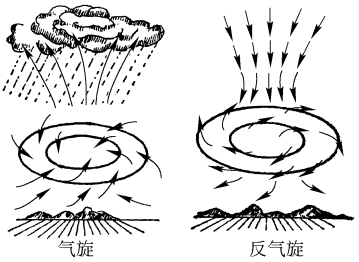


图 10-13　气旋与反气旋

1-4　低压槽和高压脊

大气中不同区域的气压是不均等的，不同的气压区是交错存在的。低压区向高压区突出的部分叫低压槽，低压槽最突出点的连线称槽线，槽线上任意一点的气压比它两侧的都低，槽线附近的空气是辐合上升的，易形成云雨天气（图 10-14）。高压区向低压区突出的部分叫高压脊，高压脊最突出点的连线称脊线，脊线上任意一点的气压比它两侧的都高，脊线附近的空气是下沉运动的，易形成多晴的好天气（图 10-15）。

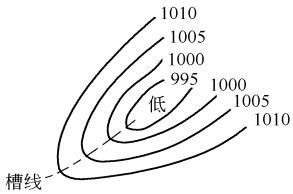


图 10-14　低压槽

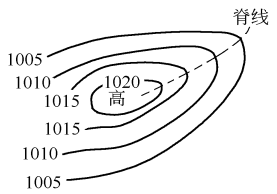


图 10-15　高压脊

北半球中、高纬度地区上空，盛行着波状的西风气流，气流的波谷对应着低压槽，波峰对应着高压脊，通常称它们为西风带波动。这种波动主要有两种情况，一种是波长较长，振幅较大，移动较慢，维持时间较长的“长波”；一种是波长较短，振幅较小，移动较快，维持时间较短，叠加在长波上而成的“短波”。西风槽是指活动在对流层中西风带上的短波槽，也叫高空低压槽。一年四季都可出现，尤以春季最频繁。西风槽波长大约在 1000 多千米，自西向东移动或自西南向东北移动，开口朝北。西风槽的东面（槽前）盛行暖湿的西南上升气流，因空气的上升运动，所以对应地面是冷、暖锋和气旋活动的地方，天气变化剧烈，多阴雨天气。西风槽的西面（槽后）盛行干冷的西北下沉气流，多晴冷天气。

动脑筋
我国北方冬季为什么北风天气较多？

2　农业灾害天气

2-1　低温灾害

2-1-1　寒潮

寒潮是指大范围的强冷空气活动引起的气温下降的天气过程。国家气象局制定的全国性的寒潮标准是凡一次冷空气入侵后，使长江中、下游及以北地区，在 48 h 内最低气温下降 10℃以上，长江中下游地区最低气温下降达 4℃以下，陆上有相当三个大行政区出现 5～7 级大风，沿海有三个海区出现 7 级以上大风，称为寒潮。如果 48 h 内最低气温下降 14℃以上，陆上有 3～4 个大行政区有 5～7 级大风，沿海所有海区出现 7 级以上大风，称为强寒潮。

寒潮对农业的危害主要是剧烈降温造成的霜冻、冰冻等冻害以及大风、大风雪、大风沙等灾害天气。我国北方，寒潮天气主要是强烈的降温和偏北大风的干冷天气，降水较少。新疆、西北

地区及内蒙常出现沙暴、雪暴等天气。我国南方，寒潮天气除降温外，还有降水，尤其是在华南一带常有大范围持久的阴雨天气。

2-1-2 霜冻

霜冻是指气温大于0℃的暖湿季节里，土壤表面和植物表面温度短时间内降到0℃或0℃以下，引起植物受冻害或死亡的现象。霜冻包含温度降低的程度和植物抗低温的能力，发生霜冻时可能有霜，也可能无霜，近地面空气温度可能小于0℃也可能大于0℃。由于多数作物温度降到0℃以下时就要受害，所以一般把最低地面温度降到0℃时就算出现霜冻。

按霜冻出现的季节可分为秋霜冻，春霜冻和冬季霜冻三类，它对农作物在不同地区有不同的危害，为了防止霜冻对农作物造成危害，在生产上常常采用人工施放烟幕、灌水、塑料薄膜或草毡覆盖包扎、露天加温、鼓风、喷雾、风障和防护林等措施进行防御。

2-1-3 倒春寒

春初没有明显的寒潮爆发，气温偏高于历年同期平均值，但到了春末，由于冷空气活动频繁或寒潮暴发，使气温明显偏低，而对作物造成损伤的一种冷害，称为倒春寒。倒春寒是由前期的气温偏高和后期气温偏低两部分组成，灾害是后期低温。在北方倒春寒前期气温偏高促使冬小麦返青拔节，果树开始含苞，抗低温能力下降，后期低温造成大范围严重危害。

2-1-4 低温冷害

植物生长季节里，温度下降到植物生育期间所需的生物学最低温度以下，而气温仍大于0℃，对植物生长发育造成的危害称为低温冷害，简称冷害。冷害与霜冻虽然都属低温伤害，但两者是有区别的 霜冻温度小于或等于0℃，是植物体内结冰引起的伤害；而冷害温度大于0℃，是植物生育期内较长时间温度相对偏低引起的伤害。

2-2 雨害

2-2-1 连阴雨

连阴雨是指连续5～7天以上的阴雨，或降水暂时停止、保持阴天或短暂晴天的现象，降水强度一般是中雨、大雨和暴雨。连阴雨天气一般是在大范围天气形势和水汽来源丰沛的条件下由稳定雨带所形成，它主要出现于副热带高压西北侧的暖湿与西风带中的冷空气相交的地带，随季节性变动，我国春季出现在东北和华北地区，秋季则出现在长江中下游地区。

2-2-2 洪涝

洪涝是由于长期阴雨和暴雨，短期的雨量过于集中，河流泛滥，山洪暴发或地表径流大，低洼地积水，造成植物被淹没或冲毁的现象。形成洪涝的天气系统有华南静止锋、台风、锋面气旋等。华南静止锋徘徊于华南地区，锋上不断产生波动气旋，这时不仅阴雨连绵而且还可以带来暴雨。台风暴雨主要发生在夏秋季节，有时台风与西风槽结合，会产生特大暴雨。

动脑筋
洪涝灾害发生的原因。

2-3 旱害

2-3-1 干旱

干旱天气是在高压长期控制下形成的，我国各主要农业区都可发生。按干旱天气发生的时间，可分为春旱、夏旱和秋旱。春旱主要影响北方麦区冬小麦越冬以后的生长发育和产量的形

成,对玉米、棉花等春播作物的播种、出苗及幼苗生长也有很大影响。夏旱对水稻、果树等威胁很大。秋旱对大秋作物产量及越冬作物的播种和出苗有影响。

2-3-2　干热风

干热风是一种高温低湿并伴有一定风力的大气干旱现象,我国北方,春末夏初,小麦灌浆乳熟阶段经常出现,常使小麦减产。按照天气现象不同,干热风可划分为高温低湿型、雨后枯热型和旱风型三种类型。高温低湿型气温高、天气旱、相对湿度低。雨后枯热型是雨后高温或猛晴。旱风型湿度低、气温高,风速大。生产上多采用"抗、躲、防、改"等措施抵御干热风,即:培育抗性品种、调节播种期、灌溉预防和调节农田气候(防护林)。

2-4　冰雹

冰雹是从发展旺盛的积雨云中降落到地面的固体降水物,它通常以不透明的霜粒为核心,外包多层明暗相间的冰壳,直径一般在 5～50 mm,大的可达 300 mm 以上。我国冰雹天气多发生在 4～7 月,内陆多于沿海,山地多于平原。冰雹会给农业带来严重的危害,甚至会危及人及牲畜的生命。目前主要采用催化剂和爆炸阻止冰雹形成或破碎冰雹抵御雹灾。

2-5　台风

台风是产生在热带洋面上强大而深厚的气旋,它会引起狂风暴雨和海浪滔天,极大地威胁着人民生命财产安全,但其丰沛的雨水对解决和缓和我国东部酷暑和干旱也极为有利。台风移动有一定的路径,到达我国的台风多由菲律宾以东洋面产生,从台湾海峡、福建、华南沿海、海南岛、浙江、江苏、温州和汕头等地登陆,全年都可发生,7～10 月份最为频繁。

复习思考题

1　什么是气团?冷气团和暖气团有什么不同?
2　什么叫气旋、反气旋、低压槽和高压脊?它们是怎样影响天气的形成的?
3　简要说明各种灾害性天气的特点。

第三节　农业小气候

在太阳辐射、大气环流及下垫面三大因子控制下,形成了大范围地区的气候特征,称为大气候。在具有相同气候特点的地区,由于下垫面性质和构造不同,造成热量和水分收支不一样,形成近地面大气层中局部地区特殊的气候,称为小气候。我国属季风性气候,一年中大气运行状况的不同便有了春、夏、秋、冬和节气的区分,动植物的生长发育伴随季节有规律的变化就造就了物候,这是农业生产的根本依据。本章重点介绍二十四节气和农田小气候。

二十四节气

1-1　二十四节气的划分

地球围绕太阳转动称为公转，公转轨道是一个椭圆形，太阳位于椭圆的一个焦点上。地球的自转轴称为地轴，由于地轴与地球公转轨道面不垂直，地球公转时，地轴方向保持不变，致使一年中太阳光线直射地球上的地理纬度是不同的，这是产生地球上寒暑季节变化和日照长短随纬度、季节而变化的根本原因。地球每年绕太阳公转一周是360°，需时约365天，间隔15°定一位置，并给一“节气”名称，全年共分二十四节气，每个节气为15°，约15天（图10-16）。

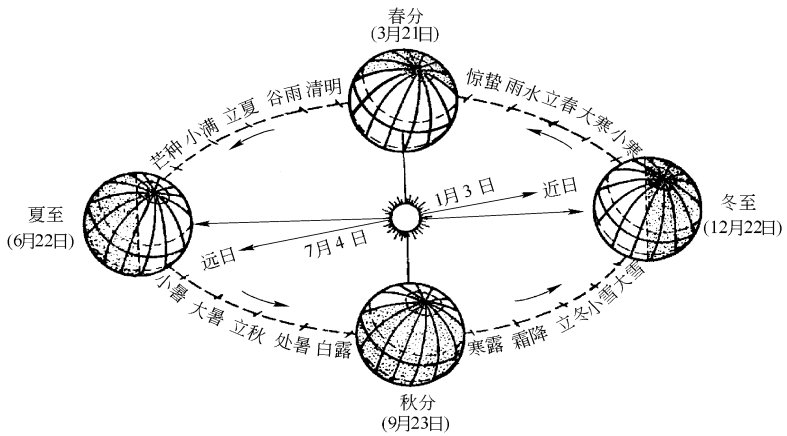


图10-16　地球公转与二十四节气

二十四节气是我国人民几千年来从事农业生产，掌握气候变化规律的经验总结，为了便于记忆，人们总结出二十四节气歌：

春雨惊春清谷天，夏满芒夏暑相连；
秋处露秋寒霜降，冬雪雪冬小大寒；
立春阳历二月起，每月两节最好记；
上半年逢六二一，下半年逢八二三，最多只差一两天。

前四句是二十四节气的顺序，后五句是指每个节气出现的大体日期。按阳历计算，每月有两个节气，上半年一般出现在每月的6日和21日，下半年一般出现在8日和23日，年年如此，最多不过错一二天。

1-2　二十四节气的含义和农事活动

“节气”，简称为“气”，按阴、阳历每月有两气，前面的叫节气，后面的叫中气。立春为正月节

(二月节),雨水是正月中(二月中),后来把节气和中气统称为节气了。各节气的含义和农事活动如表 10-1。

表 10-1　二十四节气日期及相应农事操作参考表

节气	日　期	气　候　特　点	农　事　操　作
立春	2月4~5日	天气回暖　雨水增多　土壤解冻	松土保墒　送粪积肥　春耕春播
雨水	2月19~20日	天气转暖　降雨增多　小麦返青	压耙保墒　选种送粪
惊蛰	3月5~6日	土壤解冻　温度升高　动物出土	小麦追肥　播种准备
春分	3月20~21日	昼夜平分　风大雨少　土温速升	准备播种　抗旱保夏
清明	4月5~6日	气暖天晴　草木返青　小麦拔节	作物播种　小麦灌水
谷雨	4月20~21日	降水增加	播种完成　小麦春灌
立夏	5月5~6日	水热充足　万物生长　病虫滋生	中耕除草　田间管理　病虫防治
小满	5月21~22日	麦籽饱满　夏粮成熟	田间管理　夏收准备　防旱防风
芒种	6月6~7日	小麦成熟	越早夏播　田间管理　灌水追肥
夏至	6月21~22日	白昼最长　炎夏将至	选苗定植　中耕除草　整枝防病
小暑	7月7~8日	天气转热　棉花盛期	中耕除草　整枝打杈　防病防害
大暑	7月23~24日	天气最热　谷物开花	田间管理
立秋	8月7~8日	水热减少　作物敛成　禾谷成熟	庄稼收获
处暑	8月23~24日	炎夏将过　天气转凉　谷物成熟	晚秋管理
白露	9月8~9日	水气凝结　作物成熟　秋收大忙	收获贮藏　送粪翻耕　整地种麦
秋分	9月23~24日	叶黄脱落　气温降低	小麦播种
寒露	10月8~9日	气温更低　露水更多	麦播结束
霜降	10月23~24日	气温至零　水气成霜	根果收获　土地秋耕
立冬	11月7~8日	水热不良　万物枯老　土壤未冻	土地秋耕　越冬管理　粮果贮藏
小雪	11月22~23日	天气转冷　降雪开始	秋菜收获　果树冬灌
大雪	12月7~8日	气温骤降　大雪飞扬	粮果贮藏　防寒保温
冬至	12月22~23日	白昼最短　寒冬来临	冬麦压田　御风保墒　防裂防冻
小寒	1月5~6日	天气寒冷　风雪交加	种子保管　果树涂白　防止冻害
大寒	1月5~6日	狂风暴雪　天气最冷	种子贮藏　果树涂白　防止冻害

应该注意的是,二十四节气起源于黄河流域,对于其他地区运用二十四节气时,不能生搬硬套,必

须因地制宜地灵活运用。不仅要考虑本地区的特点,还要考虑气候的年际变化和生产发展的需求。

2　农田小气候

下垫面是指地球表面海陆、地形、植被和土壤等状况,农田小气候是以农作物为下垫面的小气候,不同的农作物有不同的小气候特征,同一种作物又因不同品种、种植方式、生育期、生长状况以及田间管理措施等造成不同作物群体,产生相应的小气候特征。

2-1　农田小气候特征

2-1-1　太阳辐射

太阳辐射到达农田植被表面后,一部分辐射能被植物叶面吸收,一部分被反射,还有一部分透过枝叶空隙,或透过叶片到达下面各层或地面上。农田植被中,光照强度由株顶向下逐渐减弱,株顶附近递减较慢,植株中间迅速减弱,再往下又缓慢下来。光照强度在株间的分布直接影响作物对光能的有效利用,植株稀少,漏光严重,单株光合作用强,但群体光能利用不充分;农田密度较大,株间各层光强相差较大,株顶光过强,冠层下部光不足,单株生长不良,易产生倒伏现象。

2-1-2　农田中的温度分布

作物生育初期,因茎叶幼小稀疏,不论昼夜,农田的温度分布和变化,白天的最高温度和夜间的最低温度均在地表附近。作物封行以后,进入生长盛期,茎高叶茂,农田外活动面形成,午间活动层附近热量容易保持,温度可达最高。夜间农田放热量大,降温快,外活动面的温度达到最低。因此,生育盛期昼夜的最高最低温度由地表转向作物的外活动面。作物生育后期,茎叶枯黄脱落,太阳投入株间的光合辐射增多,农田的温度分布又接近于生育初期,昼夜温度的最高和最低又出现在地面附近。

2-1-3　农田中的湿度分布

农田中湿度的分布和变化决定于温度、农田蒸发和乱流交换强度的变化。植物生育初期基本相似于裸地,不论白天和夜间,相对湿度都随高度的增加而降低。植物生育盛期,白天由于蒸腾作用的结果,外活动面附近相对湿度最大,内活动面较低;夜间由于气温较低,株间相对湿度在所有高度上都比较接近。植物生育后期,白天相对湿度都随高度的增加而降低,夜间因为地表温度较低,相对湿度最大。

> 动脑筋
> 作物栽培要求合理密植,怎样理解?

2-1-4　农田中 CO_2 的分布

白天作物进行光合作用要大量的吸收 CO_2,使农田 CO_2 浓度降低,通常在午后达到最低;夜间作物的呼吸作用要放出 CO_2,使农田 CO_2 浓度增高。由于土壤一直是地面 CO_2 的源地,株间 CO_2 浓度常常是贴地层最大。夜间 CO_2 浓度随高度升高而降低,而白天 CO_2 浓度随高度升高而增大。一般说来,在作物层以上 CO_2 浓度逐渐增加,作物层以内则迅速减少,在叶面积密度最大层附近为最低。白天特别是中午,农田的 CO_2,是从上向下输送,到地面附近则从地面向上输送。

2-2　农田小气候的改造

农田小气候除受自然地理条件和作物本身生长状态的影响外，还决定于农业耕作措施。耕翻、镇压、垄作、灌溉、种植行向和密度，我国劳动人民积累了丰富的耕作经验。

2-2-1　耕翻的气象效应

耕翻使土壤表面粗糙，反射率降低，吸收太阳辐射增加，土表有效辐射增大，地温升高。耕翻使土表疏松，孔隙度增大，土壤热容量和导热率减小。高温时间（白天），表层热量聚集，温度升高，表现增温效应；下层温度较低，表现降温效应。低温时间（晚上），表层接收深层输送的热量少，温度降低，表现降温效应；下层温度较高，表现增温效应。耕翻切断土壤毛管联系，降低下层水分蒸发，起到保墒的作用。

> 动脑筋
> 秋季耕翻和春季耕翻哪个效果更好？

2-2-2　镇压的气象效应

镇压使土壤紧密，孔隙度减小，土壤容重和毛管持水量增加，土壤热容量和导热率增大。白天，地表接收的太阳辐射向深层传导；夜间，地中热量向地表输送，镇压促进土壤的热交换。镇压地夜间表现增温效应，白天表现降温效应，可以减小土温变化的幅度。

2-2-3　垄作的气象效应

垄作能够提高耕作土壤疏松土层的厚度，土壤通气良好，多雨季节对排泄田间径流，降低土壤湿度有良好的作用。垄背的反射率较小，接收太阳的辐射增加；还由于垄作有较大的暴露面，土壤蒸发较强，形成干土层后减弱了深层土壤水分向表层的输送，反过来阻碍了垄面的蒸发，垄作对提高地温也起到了积极的作用。值得注意的是，垄的方向不同，在不同的地区和季节，垄作的气象效应表现出明显的差异。

2-2-4　灌溉措施的气象效应

农田灌溉后土壤湿润，颜色加深，反射率减小，吸收率增加。同时地温降低，空气湿度增加。灌溉后土壤含水量增加，增大了土壤热容量，使土温变化缓慢。冬季夜间利用大水源，白天利用小水源可提高地温；而暖季则夜间利用小水源，白天利用大水源，可降低地温。高温阶段，灌溉地气温比未灌溉地低；低温阶段，则灌溉地气温高于未灌溉地，所以灌溉有防冻和保温的双重作用。

2-2-5　种植行向的气象效应

作物种植行向不同，株间的受光时间和辐射强度都有差异。这是因为不同时期太阳方位角和照射时间，是随季节和地方而变化的。实践证明，夏半年沿东西行向的照射时数，比沿南北行向的要显著得多，冬半年的情况恰好相反。特别是高纬度地区种植作物时，要考虑种植行向问题，秋播作物取南北向种植比东西向有利，而春播作物取东西向比南北向有利。

2-2-6　种植密度的气象效应

种植密度的大小直接影响作物群体通风、透光和温度的变化，最终决定作物的生长状况和产量。实践证明，株间太阳辐射的透射情况、株间任何高度的辐射透射率以及群体上下层透射率的差别，都随密度的增加而减少。由于植株的阻挡作用，密度增大，株间的风速降低。白天，由于株间光辐射减弱，温度随密度的增大而降低，夜间具有保温作用。密度变小，植株充分接收光照，风温适宜，单株产量增多，由于植株数量的减少，也会影响群体的产量。根据不同作物特点，生产上采用合理密植、间作套种等栽培措施都是有效的解决办法。

复习思考题

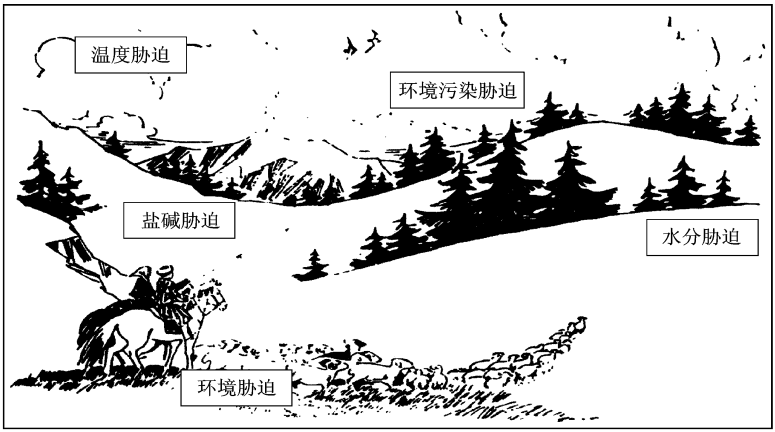
1 什么是二十四节气？农业二十四节气是怎样划分的？
2 列表说明二十四节气的气候特点和农事操作内容。
3 什么叫农田小气候？包括哪些内容？有什么特征？
4 举例说明生产上采取哪些栽培措施来改善农田小气候环境。
5 农业生产作物垄作成行栽培，如何确定垄向？

地球周围充满着空气，大气具有一定的重量，地面上单位面积上所承受的大气的压力称大气压，大气压的大小受大气温度的调节，温度差异导致不同地区间形成水平气压梯度，促使空气运动就形成了风，大气环流是全球性风形成的主要原因，地区地理环境的影响也会导致海陆风、山谷风和焚风等地方性风的形成。

大气在空中是以巨大的气团的形式存在的，有冷气团和暖气团两种。冷暖气团相遇就形成锋，由于锋面两侧的气压、湿度、风等气象要素差异较大，具有突变性，锋面附近常形成云、雨、风等锋面天气。气团的运动还能形成气旋、反气旋、高压脊和低压槽等天气现象，各种天气现象综合作用的结果造成了各种天气气候的生成和出现。寒潮、霜冻、倒春寒、低温冷害、连阴雨、洪涝、干旱、干热风、冰雹和台风都是农业生产注意预防的灾害性天气。

根据一年中天气、气候的变化将全年分成二十四节气，并规定各节气的农事操作要求，这是农业生产的基本依据。农田本身形成不同的群落，有其自身的特征和变化规律，农业上采取相应的栽培措施和管理办法改造农田小气候，为作物提供良好生长环境。

第十一章　植物的环境胁迫生理



目的要求：了解胁迫环境的种类与植物胁迫生理的概念，认识温度胁迫、水分胁迫、盐碱胁迫、生物胁迫和环境污染胁迫等环境胁迫因子对植物生命活动的影响以及植物对环境胁迫的抗性，从生理的角度理解生产实践中提高植物抗逆性的措施。

学习要点：植物的环境胁迫，植物环境胁迫的种类，胁迫因子对植物代谢及其他生命活动的影响，植物对环境胁迫的适应性及抗性的生理基础，提高植物抗逆性的措施。

第一节　植物的环境胁迫生理概述

植物体是一个开放体系，生长在自然环境中，常遇到一些不利于植物体代谢和生长发育的环境因素，如寒冷、高温、干旱、水涝和盐渍等。这些不利于植物体代谢和生长发育的环境因素，统称环境胁迫，或叫逆境。不同的环境胁迫因子对植物的伤害不同。植物对胁迫环境的反应因植物种类而异。在同一环境因子胁迫下，有的植物能正常生长，有的植物受到伤害，有的甚至死亡。环境胁迫生理是研究环境胁迫对植物生命活动的影响，以及植物对胁迫环境的适应性。

环境胁迫与植物的相互关系

1-1 环境胁迫对植物代谢活动的影响

1-1-1 对水分代谢的影响

多种不同的环境胁迫作用于植物体时均能对植物造成水分胁迫。如干旱能导致直接的水分胁迫;低温和冰冻通过胞间结冰形成间接的水分胁迫;盐渍使土壤水势下降,植物难以吸水也间接造成水分胁迫;高温与辐射使植物与大气间水势差增大,叶片蒸腾强烈,间接形成水分胁迫。一旦出现水分胁迫,植物就会脱水,对膜系统的结构与功能产生不同程度的影响。

1-1-2 对光合作用的影响

在各种逆境的胁迫下,植物的光合作用都呈现出下降的趋势,同化产物供应减少,如干旱、寒害、高温、盐渍和涝害等均可使光合酶活性下降、气孔关闭,造成 CO_2 供应不足而使光合下降。

> 动脑筋
> 无论多么恶劣的环境总有植物在生长,为什么?

1-1-3 对呼吸作用的影响

逆境下植物的呼吸速率不稳。发生冻害、热害、盐渍和涝害时,植物的呼吸速率明显下降;发生冷害、旱害时,植物的呼吸速率先升后降;发生病害时,植物呼吸显著增强。植物的呼吸代谢途径也会因环境胁迫而发生变化,如在干旱、感病、机械损伤时磷酸戊糖途径所占比例会有所增强。

1-1-4 对物质代谢的影响

在各种逆境下,植物体内的分解酶活性高于合成酶活性,物质分解大于合成。大量大分子物质被降解,淀粉水解为葡萄糖,蛋白质降解,可溶性氮增加。

1-2 植物对环境胁迫敏感性的差异

不同种类、变种的植物,甚至不同品种的植物对环境胁迫的敏感性存在很大的差异。这种差别是由遗传基因所决定的。利用传统育种技术、远缘杂交和现代分子生物学技术,将抗某种环境胁迫因子的基因整合到现有栽培品种,对栽培植物进行基因改造,培育出抗冷、抗热、抗旱、抗涝、抗盐、抗病、抗虫、抗大气污染和抗土壤污染等系列抗环境胁迫的植物新品种,即所谓抗性育种。栽培植物野生种及野生近缘植物往往对外界恶劣环境的胁迫产生适应性,这类种质资源对抗性育种具有十分重要的意义,因而越来越受到育种家们的重视。

1-3 植物抵抗环境胁迫的方式

植物对逆境的抵抗方式总体上可分为两类:一类是避。植物通过各种方式完全或部分避开胁迫环境的影响,如沙漠中的植物在雨季快速生长,通过生育期的调整来避开不良气候的伤害;仙人掌肉质茎贮存大量水分,叶片退化,茎表面覆盖蜡质;此外,叶表面被绒毛,强光下叶片卷缩等也是植物避免干旱伤害的方式。另一类是耐。在不良环境中,植物通过代谢的变化来阻止、降低甚至修复由逆境造成的损伤,从而保证正常的生理活动。如有些北方针叶树种在冬季可以忍受-40~-70 ℃的低温,而某些温泉细菌能在 70~80℃,甚至沸腾的水中存活。同一植物可以同

时表现出上述两种抗性。一般来说,避逆性多来源于植物的形态和解剖学特点,而耐逆性往往与原生质特性和内部生理机制有关。

2 植物抵抗环境胁迫的生理基础

长期处于逆境中的植物,会发生一系列的变化,以适应胁迫的环境或缓解由胁迫造成的伤害,即植物的抗逆性。Levitt把植物的抗逆性简单的表达为:

$$\text{抗性 (resistance)} = \frac{\text{胁迫 (stress)}}{\text{胁变 (strain)}}$$

即抗逆性决定于两个方面,外界环境对植物施加的胁迫强度和面临环境胁迫时植物的胁变程度。胁变可发生在整体、器官、组织、细胞和分子等不同水平上。

2-1 生物膜结构与功能的稳定性

在正常的条件下,生物膜呈液晶相,当温度下降到相变时膜脂发生相变,即由液晶相转变为凝胶相。膜脂相变会导致原生质停止流动,膜结合酶活性降低,膜透性增大,电解质及某些小分子有机物大量渗漏,细胞物质交换平衡破坏,代谢紊乱,有毒物质积累,细胞受损。膜脂相变温度决定于膜脂的种类、碳链的长度。不饱和脂肪酸越多,膜脂相变温度越低。

膜脂中磷脂(如磷脂酰胆碱)和糖脂(如单半乳糖二甘油酯)等的含量与植物对环境胁迫的敏感性有关。杨树、黑槐、苹果等越冬期间膜脂中的磷脂含量显著增高。单半乳糖二甘油酯含量低的葡萄品种吸收盐分少,表现出耐盐;反之则不耐盐。

膜脂中饱和脂肪酸相对含量与植物的抗旱、抗热性密切有关。小麦在灌浆期间遭受干旱及干热风时叶片容易脱水。细胞内饱和脂肪酸较多的品种具有较强的抗脱水能力。在胁迫条件下,活性氧伤害诱发的膜脂过氧化作用能造成膜相分离,破坏膜正常功能,而且其过氧化产物丙二醛及类似物对细胞造成直接毒害作用。活性氧消除体系(超氧歧化酶、过氧化氢酶、过氧化物酶等)活性高且稳定的植物种或品种抗逆性强。

膜蛋白与植物抗逆性也有关系,在胁迫条件下,适应性低的植物或品种线粒体膜蛋白对磷脂的结合能力明显降低,磷脂从膜上游离出来,随后膜解体,组织坏死。

2-2 胁迫蛋白的合成与作用

近年来随着分子生物学的发展,人们发现高温、低温、干旱、病原菌、化学物质、缺氧和紫外线等多种因素刺激都会抑制原来正常蛋白的合成,同时诱导形成新的蛋白质,这些在胁迫下诱导产生的蛋白质可统称为胁迫蛋白。

2-2-1 热激蛋白

在高于植物正常生长温度刺激下诱导合成的新蛋白称热激蛋白,又称热休克蛋白。一般认为高于植物生长最适温度10～15℃时,热激蛋白即迅速合成。热激蛋白的产生在植物界具有普遍性,从低等的酵母到粮食作物(如大麦、小麦)、油料作物(如大豆、油菜)、蔬菜(如胡萝卜、番茄)以及棉花、烟草等各种植物,当遇到高温胁迫时,都会产生热激蛋白。

生物体受热激伤害后体内蛋白质变性剧增,热激蛋白可与这些变性蛋白质结合,维持它们的可溶状态或使其恢复原有的空间构象和生物活性。热激蛋白也可以与一些酶结合成复合体,使这些酶的热失活温度明显提高。

2-2-2 低温诱导蛋白

在低于植物正常生长温度刺激下合成一些特异性的新蛋白质称为低温诱导蛋白,也称冷响应蛋白、冷激蛋白,包括同工酶、抗冻蛋白、胚胎发育晚期丰富蛋白等。同工酶能代替低温下不能合成的酶蛋白行使功能;抗冻蛋白具有减少冻融过程对类囊体膜等生物膜的伤害、防止某些酶因冰冻而失活的功能;胚胎发育晚期丰富蛋白是一类低温诱导、水分胁迫、胚胎发育晚期以及外源ABA处理都能丰富表达的蛋白质。低温诱导蛋白多数是高度亲水的,它们的大量表达具有减少细胞失水和防止细胞脱水的作用,有助于提高植物对冰冻胁迫的抗性。

2-2-3 渗调蛋白

无论干旱或盐渍都能诱导出一些新的蛋白质,其中研究较多且较为重要的是相对分子质量26000的蛋白。该蛋白在盐适应细胞中的含量相当高,可达总蛋白质的10%～12%。该蛋白质的合成和积累是发生在细胞对盐或干旱胁迫进行逐级渗透调整过程,称为渗调蛋白或渗压素。它的产生有利于降低细胞的渗透势和防止细胞脱水,从而提高植物对盐和干旱胁迫的抗性。渗调蛋白的作用通过渗透调节来实现。

2-2-4 病程相关蛋白

病程相关蛋白是植物受到病原菌侵染后合成的一种蛋白或多种蛋白质,在植物体内的积累与植物局部诱导抗性和系统诱导抗性有关。近年来的研究证实,许多病程相关蛋白具有几丁酶和β-1,3-葡聚糖酶活性,能够抑制病原真菌孢子的萌发,降解病原菌细胞壁,抑制菌丝生长。β-1,3-葡聚糖酶分解细胞壁的产物还能诱导与其他防卫系统有关的酶系,从而提高植物抗病能力。

2-2-5 其他胁迫蛋白

植物在每种胁迫条件下都能诱导相应胁迫蛋白的产生。缺氧环境下植物体内会产生厌氧蛋白;紫外线照射会产生紫外线诱导蛋白;施用化学药剂会产生化学药剂诱导蛋白。不同逆境条件下有时能诱导出一些相同或相似的逆境蛋白,如缺氧、干旱、盐渍和脱落酸(ABA)处理等都能诱导产生热激蛋白,病程相关蛋白也可由某些化学物质,如高温、水杨酸、乙烯诱导合成。这些现象暗示植物对环境胁迫的适应可能存在着某些共同的机制,一种抗性基因表达可能同时引发植物对几种不同胁迫环境的抗性。

2-3 渗透调节作用

多种逆境都会对植物产生直接或间接的水分胁迫。水分胁迫时,植物体内主动积累各种有机和无机物质来提高细胞液浓度,降低渗透势,提高细胞保水力,从而适应水分胁迫环境,这种现象称为渗透调节。

渗透调节物质的种类很多,大致可分为两大类:一是由外界引入细胞中的无机离子。这些离子包括:K^+、Na^+、Ca^{2+}、Mg^{2+}、Cl^-、NO_3^-和SO_4^{2-}。无机离子进入细胞后,主要累积在液泡中。二是细胞内合成的有机物质,如可溶性糖及含氮化合物(如脯氨酸、甜菜碱)等。作为渗透调节物质的可溶性糖主要有:蔗糖、葡萄糖、果糖、半乳糖等;游离氨基酸包括脯氨酸和其他氨基酸及酰

胺类物质。脯氨酸是多种植物体内最有效的一种亲和性渗透调节物质。干旱、低温、高温、冰冻、盐渍、营养不良、病害和大气污染等都使植物体内累积脯氨酸，尤其干旱胁迫时脯氨酸比原始含量高几十倍甚至几百倍。脯氨酸还与蛋白质结合增加蛋白质的可溶性和减少可溶性蛋白质的沉淀，保护这些生物大分子结构和功能的稳定。甜菜碱是植物体内另一类理想的亲和性渗透物质，化学名称为 N－甲基代氨基酸，植物中的甜菜碱主要有 12 种。

渗透调节的生理机能主要有两方面。一方面维持细胞膨压，有利于其他生理生化过程的进行。另一方面维持植物光合作用，渗透调节可在水分胁迫下维持气孔开放，有利于气体交换，从而维持光合作用的正常进行。渗透调节还具有保持细胞持续生长，保护酶活性、维持细胞膜稳定性等重要的生理机能。

2－4　内源激素的变化

在逆境条件下，脱落酸 (ABA) 和乙烯含量增加，吲哚乙酸 (IAA) 、赤霉素 (GA) 、分细分裂素 (CTK) 含量降低，其中以 ABA 的变化最为显著。一般认为，ABA 是一种胁迫激素，它调节植物对胁迫环境的适应性。多种胁迫下，体内 ABA 含量大幅度升高，加快根系合成的 ABA 向叶片运输及积累。ABA 增多后可调节气孔的开度，减少蒸腾失水，抑制生长，并能增加根细胞的透性和水的通导性。实验证明，内源 ABA 含量与其抗性能力呈正相关。

外施适当浓度 (10^{-6} ～10^{-4} mol·L^{-1}) 的 ABA 溶液可以提高植物的抗寒、抗旱和抗盐性，ABA 是延缓超氧化物歧化酶 (SOD) 、过氧化氢酶 (CAT) 等酶活性的下降；提高膜脂不饱和度；促进渗透调节物质的增加及促进气孔关闭等机制。

各种逆境对植物的危害往往是相互关联的，干旱往往伴随着高温，盐分胁迫同时也会引起水分胁迫等。植物对各种逆境的适应也是相互联系的，植物经历了某种逆境后，能提高对另一些逆境的抵抗能力。低温、高温等逆境能刺激提高植物对水分胁迫的抗性；缺水、盐渍等预处理可提高植物对低温和缺氧的抗性；低温锻炼和轻度干旱可增加某些植物的抗冻性等。植物在逆境条件下会导致 ABA 含量增加，ABA 作为胁迫信号激素诱导植物发生某些适应性的生理代谢变化，增强植物的抗逆性，形成了交叉适应性，使植物适应其他胁迫环境。

复习思考题

1　什么叫环境胁迫？环境胁迫会对植物产生哪些影响？
2　植物对环境胁迫的伤害采取怎样的抵抗方式？
3　生物膜在植物抵抗环境胁迫时发挥了哪些作用？
4　植物受水分胁迫 (缺水) 时，细胞内部发生哪些生理变化？
5　植物激素是怎样提高植物抗胁迫能力的？

第二节　温度胁迫生理

适宜的温度是植物正常生长发育的必要条件，温度过高或过低都会对植物的生长产生有害的影响。低温对植物造成的伤害称寒害，高温对植物

造成的伤害称热害。按照低温的程度和植物的受害状况,寒害又可分为冻害和冷害。植物对低温的适应与抵抗能力称植物的抗寒性。植物对高温的适应与抵抗能力称植物的抗热性。

低温胁迫生理

1-1 冷害与植物的抗冷性

零度以上低温对植物生长造成的伤害称冷害,植物对冷害的适应与抵抗能力称植物的抗冷性。

1-1-1 植物冷害的症状

在零上低温时,虽无结冰现象,但能引起喜温植物的生理障碍,使植物受伤甚至死亡。在我国,冷害常发生于早春和晚秋季节,主要危害发生在作物的苗期和籽粒或果实成熟期。水稻、棉花、玉米和春播蔬菜的幼苗常遇到冰点以上低温的危害,造成烂籽、死苗或僵苗。正在长叶或开花的果树遇冷害时会引起大量落花,使结实率降低。华南生长的三叶橡胶树,冬季碰上不定期寒流侵袭,枝条干枯甚至全株受害,这是影响橡胶树向北推广的主要因素。

根据植物对冷害的反应速度,可以把冷害分为两类。一为直接伤害,即植物受低温影响时,最多在一天之内即出现伤斑及坏死,这种影响侵入胞内,直接破坏了原生质活性。另一类是间接伤害,即植物在受到低温危害后,植株形态并无异常表现,至少在几天之后才出现组织柔软、萎蔫,这是因为低温引起代谢失常、生物化学的缓慢变化而造成的细胞伤害。

光合作用减弱 低温使叶绿素生物合成受阻,冷害叶片发生缺绿或黄化;各种光合酶活性受到抑制,如果伴有阴雨、光照不足则光合速率下降更多。

呼吸代谢失调 冷害使植物的呼吸速率大起大落,即先升高后降低,冷害初期淀粉水解导致呼吸底物增多呼吸增强。这可能是植物的一种保护性反应,放出的热量有利于抑制寒冷。较长时间之后,线粒体发生膜脂相变,氧化磷酸化解偶联,有氧呼吸受到抑制,无氧呼吸增强,一方面因产生的 ATP 少而物质消耗加快,同时,还会积累大量乙醛、乙醇等有毒物质。

细胞膜系统受损 电导仪法证实,冷害使细胞膜系统结构和功能发生改变,与膜相连的各种酶功能受损,同时,细胞膜透性增加,细胞内可溶性物质大量外渗。

根系吸收能力下降 低温下根系生长减慢,吸收面积减少,呼吸减弱,供能不足,使植物体内矿质元素的吸收与分配受到限制,水分平衡遭到破坏,失水大于吸水,导致植株萎蔫、干枯。

代谢紊乱 植物受冷害后,水解酶类活性常常高于合成酶类活性,物质分解加速,表现为蛋白质含量减少,可溶性氮化物含量增加,淀粉可溶性糖含活性氧清除系统活性下降,活性氧积累,引发膜脂过氧化伤害。如黄瓜、番茄等喜温植物在 0℃时,过氧化氢酶活性显著下降。

1-1-2 提高植物抗冷性的措施

培育抗冷品种 通过育种完成。

低温锻炼 低温锻炼是提高植物抗冷性的一种有效途径。许多植物如预先给予适当的低温处理,尔后即可忍受更低温度而不致受害。如春季采用温室、温床育苗,在露天移栽前,必须先降低室温或床温至 10℃左右,保持 1～2 天,移入大田后即可抗 3～5℃的低温。研究发现,凡经低温锻炼的植物,其膜脂的不饱和脂肪酸含量增加,相变温度降低,生物膜稳定提高。

化学诱导　脱落酸、细胞分裂素、2,4－D、油菜素内酯等均能提高植物的抗冷性，如在水稻苗期，用 10^{-4} mg·L^{-1} 油菜素内酯浸根 24 h，可增强秧苗抵抗低温能力，有利培育壮秧。玉米、棉花种子播前用福美双 (TMTD) 处理也可提高幼苗抗冷性。

合理施肥　在低温到来之前，合理调整施肥种类，适当增施磷、钾肥，少施或不施速效氮肥，有助于提高植物抗冷性。

1－2　冻害与植物的抗冻性

冰点以下的低温使植物组织内结冰引起的伤害称为冻害，植物对冻害的适应与抵抗能力称植物的抗冻性。

1－2－1　植物冻害的症状

引起冻害的温度范围与植物种类、器官、生育时期和生理状态有关。大麦、小麦、燕麦、苜蓿等越冬作物可忍耐－7～12 ℃低温；白桦树可度过－45 ℃左右的低温；种子、植物的愈伤组织在液氮中 (－196 ℃) 保持生活力。植物遭受冻害的程度，还与降温幅度、低温持续时间，解冻速度等有关。当降温幅度大，霜冻时间长，解冻速度快，则植物受害严重；如果缓慢结冻和缓慢解冻，则植物受害较轻。植物受冻害的一般症状是：叶片如烫伤，组织因细胞失去膨压而变软，叶色变为褐色，严重时死亡。

1－2－2　植物冻害的机制

冻害对植物的危害主要是由于组织或细胞结冰引起的伤害，包括细胞间隙结冰和细胞内结冰。由于温度下降的程度和速度不同，植物体内结冰的方式不同，受害情况也有所不同。

细胞间隙结冰伤害　当环境温度缓慢降低，使植物组织内温度降到冰点以下，细胞间隙的水开始结冰，即胞间结冰。胞间结冰不一定使植物死亡，大多数植物胞间结冰后经缓慢解冻仍能恢复正常生长。

胞内结冰伤害　当环境温度骤然降低时，不仅细胞间隙结冰，细胞内也会同时结冰。一般先在原生质内结冰，而后在液泡内结冰。细胞内冰晶体积小，数量多，它们的形成会对生物膜、细胞器和基质结构造成不可逆的机械伤害。原生质结构的破坏必然导致代谢紊乱和细胞死亡。

1－2－3　低温下植物的适应性变化

植物为了抵抗冬季低温，在生长习性和生理化方面有各种特殊的适应方式。

生长习性的变化　一年生植物主要以干燥种子形式越冬；大多数多年生草本植物地上部死亡，而以埋藏在土壤中的地下茎、根等越冬；落叶木本植物则以休眠芽越冬。

生理生化变化　植物在冬季来临之前，随着气温的逐渐降低，体内发生了一系列适应低温的生理生化变化，抗寒力逐渐增强。

含水量及水分存在形式的变化　入秋后，随着气温和土温下降，组织的含水量降低，而束缚水的相对含量增高。由于束缚水不易结冰，也减少了细胞结冰的可能性，同时也可防止细胞间结冰引起的原生质过度脱水。

呼吸减弱　抗冻性强的植物随温度的缓慢降低，植物的呼吸作用逐渐减弱，消耗减少，有利于糖分等物质的积累。

生长停止，进入休眠　随着秋季日照的缩短和气温的降低，植物体内的激素发生了明显变化，主要表现为生长素和赤霉素减少，脱落酸增多并被运输到茎的尖端，抑制了细胞分裂与伸长，

使生长停止,形成休眠芽。

保护物质累积 在温度下降过程中,一些大分子物质趋向于水解,使细胞内可溶性糖(如葡萄糖、蔗糖等)含量增加。可溶性糖是植物抵御低温的重要保护性物质,能降低冰点,提高原生质保护能力,保护蛋白质胶体不致遇冷变性凝聚。除可溶性糖以外,脂肪也是保护物质之一,它可以集中在细胞质表层,使水分不易透过,细胞内不易结冰,还能防止过度脱水。

低温诱导蛋白的产生 详见第一节。

1-2-4 提高植物抗冻性的措施

培育抗冻品种 通过育种完成。

抗冻锻炼 在霜冻到来之前,缓慢降低温度,使植物逐渐完成适应低温的一系列代谢变化,增强抗冻能力。经过抗冻锻炼后,细胞内的糖含量大量增加,束缚水/自由水比值增大,原生质的黏度、弹性增大,代谢活动减弱,膜中不饱和脂肪酸增多,膜脂相变温度降低,抗性增强。

化学调控 用植物生长调节剂处理植物,可以提高植物的抗逆性。如生长延缓剂 AMO-1618、多效唑广泛用于果树,这些生长延缓剂能抑制 GA 的合成,提高树木的抗寒性。用矮壮素处理小麦、水稻、油菜等可以提高其抗寒性。

农业技术措施 许多农业技术措施在一定程度上也能提高植物抗寒性,如培育壮苗、增施磷钾肥、浇冻水、地面覆盖等。

2 高温胁迫生理

2-1 植物热害的症状

高温胁迫引起植物的伤害称热害。植物受高温危害后,会出现各种热害病症:叶片出现明显的水渍状烫伤斑点,随后变褐,坏死,叶绿素破坏严重,叶色变为褐黄;木本植物树干(尤其是向阳部分)干燥、裂开;鲜果(如葡萄、番茄等)灼伤,有时甚至整个果实死亡;出现雄性不育,花序或子房脱落等异常现象。

我国西北和南方地区有时太阳猛烈曝晒,西北、华北地区有时吹干热风,都会使植物严重受害。向阳果实和树干常出现的“日灼病”,是由于局部温度快速升高引起的一种热害。

2-2 植物热害的机制

2-2-1 直接伤害

植物体受到短期高温后,迅速出现热害症状,并从受害部位向非受害部位扩展。

蛋白质变性 由于维持蛋白质空间构型的氢键和疏水键的键能较低,因此高温易使上述键断裂,破坏蛋白质的空间构型,失去二、三级结构,使蛋白质分子展开,失去原有生理活性。蛋白质的变性最初是可逆的,但在持续高温作用下变性蛋白质就会转变为不可逆的凝聚状态:

膜脂液化 在高温作用下,构成生物膜的蛋白质与脂质之间的键断裂,使脂质脱离膜而形成一些液化的小囊泡,从而破坏了膜的结构,导致膜丧失选择透性与主动吸收的特性。膜脂液化程度与脂肪酸的饱和程度有关,饱和程度越高越不易液化,耐热性越强。但这一观点近年来受到越来越多的质疑,如菠菜光合作用热稳定性的增加与类囊体膜脂的饱和程度无关。

2-2-2　间接伤害

代谢性饥饿　植物光合作用的最适温度一般都低于呼吸的最适温度，通常把光合速率与呼吸速率相等时的温度称为温度补偿点，在温度补偿点以上的温度下，植物呼吸大于光合，贮存的营养物质消耗加快，造成饥饿。如高温持续时间较长，会导致植物死亡。

有毒物质累积　高温使植物组织内氧分压降低，使无氧呼吸增强，积累乙醛、乙醇等有毒物质；高温下蛋白质分解大于合成，形成大量游离 NH_3 毒害细胞。

蛋白质破坏　高温下蛋白质发生变性，高温使细胞产生自溶的水解酶类或溶酶体破裂放出的水解酶类均能使蛋白质分解；高温下氧化磷酸化解偶联，ATP 减少，使蛋白质合成受阻；高温破坏了核糖体与核酸的生物活性，降低了蛋白质的合成能力。

生理活性物质缺乏　高温使某些生化反应受阻，使得植物生长所必需的活性物质如维生素、核苷酸、激素等物质不足，导致生长不良。

植物的不同生育时期，不同器官对热害的敏感性存在差异。成熟叶片的抗热性大于嫩叶，更大于衰老叶；休眠种子抗热性最强，随着种子吸胀萌发，其抗热性逐渐降低；油料种子的抗热性高于淀粉类种子；果实随成熟度增加抗热性也增强；细胞汁液含水量（自由水）愈少，蛋白质分子越不易变性则抗热性愈强。

疏水键、二硫键越多，蛋白质在高温下越不易发生不可逆的变性与凝聚。一价离子可使蛋白质结构松弛，使其抗热性降低，二价离子可加固蛋白质分子结构，增强热稳定性，提高其抗热性。

> 动脑筋
> 南方的植物移栽到北方或北方的植物移栽到南方都不能正常生长，为什么？

2-3　提高植物抗热性的措施

培育抗热品种　通过植物育种完成。

高温锻炼　高温锻炼能够提高植物的抗热性。一般是将萌动的种子，在适当高温下锻炼一定时间再播种。高温时植物体内蛋白质合成发生变化，诱发一些热稳定蛋白质合成，提高植物的抗热性。

改善栽培技术　改善栽培技术也可以提高植物的抗热性，如合理灌溉，增加小气候湿度，促进蒸腾，有利于降温；采用高秆与矮秆、耐热作物与不耐热作物间作套种，人工遮荫；少施 N 肥等都是有效的措施。

化学制剂处理　喷洒 $CaCl_2$、$ZnSO_4$、KH_2PO_4 等可增加生物膜的热稳定性；施用生长素、激动素等生理活性物质，能防止高温造成损伤。

复习思考题

1　什么叫冷害？植物受冷时受到哪些伤害？怎样提高植物的抗冷性？
2　什么叫冻害？植物受冻时受到哪些伤害？怎样提高植物的抗冻性？
3　植物的冷害机制和冻害机制有什么不同？
4　什么叫热害？植物受热时受到哪些伤害？怎样提高植物的抗热性？

第三节　水分胁迫生理

水分过度亏缺对植物造成的伤害称旱害，它是全球性农业生产中的重大灾害。干旱分地区干旱和季节干旱，它们是世界上限制农作物产量提高的重要因素之一。土壤积水或土壤过湿对植物的伤害称为涝害。植物对旱害的适应或抵抗能力叫植物的抗旱性，植物对涝害的适应或抵抗能力叫植物的抗涝性。

1　水分亏缺生理

1-1　植物旱害的症状

水分亏缺是植物常遭受的环境胁迫之一，当植物耗水大于吸水时，就使组织内水分亏缺。过度水分亏缺的现象，称为干旱。干旱可分大气干旱、土壤干旱和生理干旱。大气干旱的特点是大气温度高而相对湿度低（10%～20%），蒸腾大大加强，于是破坏水分平衡。土壤干旱是指土壤中缺乏植物能吸收的水分，植物生长困难或完全停止，受害情况比大气干旱严重。生理干旱指由于土壤温度过低、土壤溶液离子浓度过高（如盐碱土或施肥过多）或土壤缺氧（如土壤板结、积水过多等）或土壤存在毒性物质等因素的影响，使根系正常的生理活动受到阻碍，不能吸水而使植物受旱的现象。

植物受到旱害后，细胞失去紧张度，叶片和幼茎下垂，这种现象即称为萎蔫。萎蔫可分为两种类型：一种是暂时萎蔫。夏季炎热的中午，蒸腾强烈，水分暂时供应不上，叶片与嫩茎萎蔫，到夜晚蒸腾减弱，根系又继续吸水，萎蔫消失，植物恢复挺立状态。另一种是永久萎蔫。土壤已无可供植物利用的水分，引起植物整体缺水，根毛死亡，即使经过夜晚也不会恢复。永久萎蔫会造成原生质严重脱水，如果时间持续过久，就会导致植物死亡。水分不足时，植物不同器官或不同组织间的水分，按各部分水势大小重新分配。例如，干旱时，幼叶从老叶夺取水分，促使老叶的枯萎死亡，使光合面积下降；地上部分从根系夺水，造成根毛死亡；幼叶从花蕾或果实中吸水，造成空壳秕粒和落花落果等现象。

1-2　植物旱害的机制

1-2-1　细胞膜结构遭到破坏

正常状况下膜脂分子呈双分子排列，这种排列靠磷脂极性头部与水分子相互连接，所以膜内必须有一定的束缚水，才能保持这种膜脂分子的双层排列。干旱后，细胞严重失水，膜脂分子结构即呈无序的放射状排列，膜上出现空隙和龟裂、透性增大，电解质、氨基酸、可溶性糖等向外渗漏。其原因是干旱条件下，植物体内活性氧累积，导致膜脂过氧化，引起膜伤害。

1-2-2　细胞分裂与伸长受抑

干旱可改变植物内源激素平衡，总趋势是促进生长的激素减少，而延缓或抑制生长的激素增多，主要表现为 ABA 大量增加，乙烯合成加强，CTK 合成受

> 动脑筋
> 仙人掌可以在缺水的沙漠地带良好生活，为什么？

抑。分生组织细胞分裂减慢或停止,细胞伸长受到抑制,生长速率大大降低。故遭受一段时间干旱胁迫后的植株个体低矮,光合叶面积明显减少,导致产量显著降低。

1-2-3　细胞原生质损伤

正常条件下,生活细胞的原生质体和细胞壁紧紧贴在一起。当细胞失水或再吸水时,原生质体与细胞壁均会收缩或膨胀,但由于它们弹性不同,因此两者的收缩程度和膨胀速度不同,致使原生质被拉破。失水后尚存活的细胞如再度吸水,尤其是骤然大量吸水时,由于细胞壁吸水膨胀速度远远超过原生质体,使黏在细胞壁上的原生质体被撕破,再次遭受机械损伤,最终可造成细胞死亡。

1-2-4　光合作用减弱

随着土壤水势降低,光合速率显著下降。一方面,水分亏缺使气孔开度减小,气孔阻力逐步增大最终导致气孔完全关闭,这样在减少水分丢失的同时,也明显限制对 CO_2 的吸收,因而光合作用减弱;另一方面,水分胁迫使叶绿体的片层结构受损,希尔反应减弱,光系统II活性下降,电子传递和光合磷酸化受抑,RuBP 羧化酶和 PEP 羧化酶活力下降,叶绿素含量减少等,光合活性下降。

1-2-5　呼吸作用先升后降

水分亏缺下,呼吸作用在一段时间内加强,这是由于干旱使水解酶活性增强,合成酶活性降低,细胞内积累许多可溶性呼吸底物,但同时氧化磷酸化解偶联,P/O 比值下降,ATP 产出减少,呼吸能量大多以热的形式散失,有机物质消耗过速。随着水分亏缺程度加剧,呼吸速率逐渐降到正常水平以下。

1-2-6　有机物合成与分解异常

干旱胁迫下,细胞内酶系统总的变化趋势为合成酶类活性下降,而水解酶类及某些氧化还原酶类活性增高。由于核酸酶活性提高,多聚核糖体解聚及 ATP 合成减少,使蛋白质合成受阻。同时一些特定的基因被诱导,合成新的水分胁迫蛋白。干旱使植物体内游离氨基酸显著增多,特别是脯氨酸。在正常水分条件下植物体内游离脯氨酸与植物体干重质量比一般为 0.2～0.6 $mg \cdot g^{-1}$,当干旱脱水时可达 40～50 $mg \cdot g^{-1}$,增高了几十倍。水分胁迫下,细胞内也积累多胺类物质,特别是腐胺。目前认为,多胺可作为细胞内的渗透调节剂,调节细胞的水分平衡;抑制核酸酶和蛋白酶的活性,保护原生质免受伤害。

1-3　提高植物抗旱性的措施

培育抗旱品种　通过植物育种完成。

抗旱锻炼　在种子萌发期或幼苗期进行适度的干旱处理,使植物在生理代谢上发生相应的变化,增强对干旱的适应能力。如将吸水 24 h 的种子在 20℃下萌发,然后风干,反复三次后播种,可明显提高植物抗旱能力。生产上常采用"蹲苗"法提高作物的抗旱性,即在作物的苗期给予适度的缺水处理,起到促下(根系)控上(抑制地上)的作用,经过蹲苗的作物根系发达,提高抗旱性。

合理施肥　合理施用磷、钾,适当控制氮肥,可提高植物的抗旱性,磷促进有机磷化合物的合成,提高原生质的水合度,增强抗旱能力。钾肥能改善作物的糖类代谢,降低细胞的渗透势,促进气孔开放,有利于光合作用。钙能稳定生物膜的结构,提高原生质的黏度和弹性,在干旱条件下能维持原生质膜的选择透性。

施用生长延缓剂及抗蒸腾剂　应用生长延缓剂提高植物的抗旱性,如矮壮素(CCC)能增加细胞的保水能力;外源 ABA 可促进气孔关闭,减少蒸腾。还有塑料乳剂,高岭土,脂肪醇等。

水分过剩生理

2-1 植物涝害的症状

土壤水分过多对植物产生的伤害称为涝害。水分过多的危害并不在于水分本身,而是由于水分过多引起缺氧,从而产生一系列危害。在低湿地、沼泽地带、河湖边,发生洪水或暴雨过后,常有涝害发生。广义的涝害包括湿害,指土壤过湿,土壤含水量超过田间最大持水量时植物受到的伤害。狭义的涝害指地面积水,淹没了作物的部分或全部,使其受到伤害。

水涝缺氧使地上部分与根系的生长均受到阻碍。受涝的植株个体矮小、叶色变黄、根尖变黑,叶柄偏上生长。若种子淹水,则芽鞘伸长、叶片黄化、根不生长。

2-2 植物涝害的机制

动脑筋

水稻必须在水环境中才能正常生活,小麦和玉米则不同,为什么?

2-2-1 引起乙烯含量增加

在淹水条件下植物体内乙烯含量增加。如水涝时,美国梧桐乙烯含量提高10倍。叶片卷曲、偏上生长、脱落、茎膨大加粗、根系生长减慢和花瓣褪色等。水涝促使植物根系大量合成乙烯的前体物质1-氨基环丙烷-1-羧酸(ACC),上运到茎叶后接触空气即转变为乙烯。

2-2-2 对植物代谢的影响

涝害使植物的光合作用显著下降,其原因可能与阻碍 CO_2 的吸收及同化产物运输受阻有关。水涝主要影响植物的呼吸,有氧呼吸受抑,无氧呼吸加强,ATP合成减少,同时积累大量的无氧呼吸产物(如丙酮酸、乙醇、乳酸等)。

2-2-3 引起植物营养失调

遭受水涝的植物常发生营养失调,由于根系受水涝伤害后根系活力下降,同时无氧呼吸导致ATP供应减少,阻碍根系对离子的主动吸收。缺氧使嫌气性细菌(如丁酸菌)活跃,增加土壤溶液酸度,降低其氧化还原势,土壤内形成有害的还原物质(如 H_2S 等),使必需元素 Mn、Zn、Fe 等易被还原流失,造成植株营养缺乏。

2-3 植物抗涝性的基础

抗涝性植物最明显的生理特征是通过发达的通气组织将地上部分吸收的 O_2 输送到根部或其他缺氧部位。以水稻和小麦为例,水稻幼根的皮层为柱状排列,而小麦为偏斜排列。前者的胞间空隙比后者大得多。成长之后,小麦根结构上没有变化,水稻根皮层内细胞大多数崩溃,形成特殊的通气组织。通过这种组织把 O_2 顺利地运输到根部。某些植物(如甜茅属)在淹水时改变呼吸途径,开始缺 O_2 刺激糖酵解途径,但以后磷酸戊糖途径占优势,减少有毒物质的形成;水稻根内乙醇氧化酶活性很高以减少乙醇的积累;提高有氧呼吸的能力,玉米根缺 O_2 通过细胞色素C的活性提高来维持线粒体膜上的电子传递。

2-4　提高植物抗涝性的措施

培育抗涝品种　通过植物育种完成。

抗涝性锻炼　在苗期对植物进行水涝胁迫忍耐性锻炼，可以提高植物的抗涝性。

复习思考题

1　什么叫旱害？怎样判断植物遭受了干旱的伤害？
2　干旱给植物带来哪些生理上的影响？
3　生产上采取栽培管理措施提高作物的抗旱能力？
4　什么是涝害？水分过多会引起植物哪些生理上的变化？
5　植物本身如何抵御多水的伤害？

第四节　盐碱胁迫生理

土壤中盐分含量过高时，会给植物造成盐碱胁迫。钠盐是造成盐分过高的主要盐类，习惯上把含 Na_2CO_3 和 $NaHCO_3$ 为主的土壤叫碱土，而把 NaCl 和 Na_2SO_4 为主的土壤叫盐土，但二者往往同时存在，因此统称为盐碱土。通常，土壤含盐量在 0.2%～0.5%即不利于植物的生长，而盐碱土的盐含量却高达 0.6%～10%。

植物盐害的机制

土壤中盐分过多对植物生长发育发生的危害叫盐害。盐害对植物的危害主要表现在以下几方面：

渗透胁迫　土壤中可溶性盐分过多使土壤水势降低，导致植物吸水困难，严重时甚至会造成植物组织内水分外渗，造成生理干旱，使生长、光合等正常生理过程受阻。

离子失调　土壤中某种离子过多往往排斥植物对其他离子的吸收。如小麦生长在 Na^+ 过多的环境中，其体内缺 K^+，而且对 Ca^{2+}、Mg^{2+} 的吸收亦受阻 若磷酸盐过多会导致缺锌。

光合作用下降　盐分过多使 PEP 羧化酶和 RuBP 羧化酶活性下降，叶绿素和类胡萝卜素的含量降低，气孔开度减小，气孔阻力增大导致受胁迫植物的光合速率明显下降。

呼吸作用不稳　盐分过多对呼吸的影响与盐的浓度有关，低盐促进呼吸，高盐抑制呼吸。如紫花苜蓿在 5 $g \cdot L^{-1}$ NaCl 营养液培养时呼吸比对照高 40%，而在 12 $g \cdot L^{-1}$ NaCl 中呼吸比对照低 10%。

蛋白质合成受阻　盐分过多使许多植物蛋白质合成受阻，而降解过程加快。其原因一方面是盐胁迫使核酸分解大于合成，从而抑制蛋白质合成，同时高盐下氨基酸生物合成受阻。

有毒物质累积　盐胁迫使植物体内积累有毒物质，如大量氮代谢中间产物（如 NH_3、腐胺、尸胺等）。

2　植物抗盐性的生理基础

2-1　避盐

有些植物虽然生长在盐渍环境中，但植物体内盐分含量不高，因而就避免了盐分过多对植物的伤害，植物避免盐害的途径有拒盐、排盐和稀盐三种。

拒盐　这类植物细胞原生质对某些盐分的透性很小，即使生长在盐分较多的环境中，原生质也能稳定保持对离子的选择性，根本不吸收或很少吸收某些离子，从而避免盐分的胁迫。

排盐　这类植物吸收盐分后并不存留在体内，而是主动通过茎叶表面上的盐腺排出体外。如柽柳、叶匙草等常在茎叶表面形成一些 NaCl、Na_2SO_4 结晶。

稀盐　某些盐生植物将吸收到体内的盐分通过两种稀释方式使盐分不致发生毒害。一是通过快速生长，细胞大量吸水或增加肉质化程度使组织含水量提高。二是通过细胞的区域化作用稀释盐分。

2-2　耐盐

植物在盐分胁迫下，能通过自身生理代谢变化来适应或抵抗进入细胞的盐分的危害。

耐渗透胁迫　通过细胞的渗透调节以适应由盐渍而产生的水分逆境，可以将吸收的盐分积累于液泡中，降低细胞水势来防止脱水，有些植物通过累积蔗糖、脯氨酸、甜菜碱等有机物质来降低渗透势。

> 动脑筋
> 生产上一般采取什么措施降低盐碱地的含盐量？

耐营养缺乏　有些植物在盐渍时能增加 K^+ 的吸收。

代谢稳定性　某些植物在较高的盐浓度中仍能保持一定酶活性正常的代谢过程。

解毒作用　有些植物在盐渍环境中诱导形成二胺氧化酶以分解有毒的二胺化合物（如腐胺、尸胺等），消除其毒害作用。

3　提高植物抗盐性的措施

培育抗盐品种　通过植物育种完成。

抗盐锻炼　利用植物幼龄期可塑性高、适应力强的特点，用一定浓度的盐溶液处理种子，可明显提高抗盐性。播前先让种子吸水膨胀，然后放在适宜浓度的盐溶液中浸泡一段时间。

使用生长调节剂　利用生长调节剂促进植物生长，稀释体内盐分。在含有 0.15% Na_2SO_4 的土壤中，播前用 IAA 浸种，可使小麦生长良好。

复习思考题

1　土壤含盐量过高会给植物造成哪些伤害？
2　植物本身如何抵御高盐环境的伤害？
3　生产上如何提高作物的抗盐害能力？

第五节　生物胁迫生理

有生命物质和无生命物质共同组成了自然界，植物的生长发育除受客观环境因素的影响之外，各种植物和动物之间也会发生相互的作用，产生伤害。植物对植物产生的伤害称病害，动物对植物产生的伤害称虫害。

1　植物病害与抗病生理

1-1　病原生物对植物的致病方式

引起植物病害的病原物有真菌、细菌、病毒、类菌原体、线虫及寄生性种子植物。病原生物在寄主植物中的生活方式有死体营养型和活体营养型。前者导致寄主细胞或组织死亡，寄主广泛；后者与寄主共存，寄主专一性较强。

病原物的致病方式主要有：①产生破坏寄主的降解酶，如角质酶、纤维素酶、半纤维素酶、磷脂酶和蛋白酶等，使寄主细胞壁结构解体，组织软化，病原菌穿过细胞壁而侵入寄主中；②产生破坏寄主细胞膜和正常代谢的毒素，一般是糖苷、酚类、萜类、肽及它们的衍生物，包括非寄主专一性毒素和寄主专一性毒素，导致寄主细胞死亡；③产生阻塞寄主导管的物质，阻断寄主植物的水分运输，引起枯萎；④产生破坏寄主抗菌物质（如植保素等）的酶，使其失活；⑤利用寄主核酸和蛋白质合成系统；⑥产生植物激素，破坏寄主原有激素平衡，造成寄主生长异常；⑦把自己的一段DNA插入寄主基因组，迫使寄主为其提供营养物质。

1-2　病害胁迫的机制

水分平衡遭破坏　病害侵染植物后，根系吸收能力下降；细胞透性增加，蒸腾失水加快；寄主产生的树胶、黏液等，堵塞导管。于是，水分吸收减少，失水增加。

呼吸作用加强　一方面由于病原菌破坏细胞结构，酶与底物直接接触，氧化加快；另一方面，呼吸代谢途径由三羧酸循环转为磷酸戊糖途径，多酚氧化酶活性增强。

光合作用下降　由于叶绿体结构遭破坏，叶绿素含量减少，CO_2 同化速率降低。

激素水平变化　病原侵染后，某些激素水平明显升高，表现最明显的是生长素水平上升，其次是 GA_3 下降。激素水平的变化导致形成肿瘤、偏上生长。

1-3　植物抗病的生理基础

1-3-1　形态结构屏障

有些植物表面有蜡质、绒毛，阻止病原菌到达角质层。有的植物具有坚厚的角质层，能阻止病原菌侵入植物组织。植物受到病原物侵染后，细胞壁木质化，富含羟脯氨酸的蛋白质含量增加，阻碍有害物质积累。植物体受到病原物侵染后，发生局部组织坏死，使依赖活细胞生存的病原菌无法存活。

1-3-2 内源抗病物质

植物凝集素 专一性识别病菌细胞壁中的糖蛋白,并将病原物凝集在一起;同时具有外源抗体的作用,杀死病原菌。

酚类化合物 植物体内绿原酸、单宁酸、儿茶酚、原儿茶酚等酚类物质对病原菌具有一定毒性,当植物体感病受伤后,这些酚类化合物在多酚氧化酶和过氧化酶催化下,氧化成毒性更强的醌类物质,抑制病原菌磷酸化酶、纤维素酶活性。

植保素 植保素的诱导生成是非专一性的,在受侵染的细胞周围积累,起屏障作用,迄今已在17科植物中发现了200多种植保素,包括酚类物质(如绿原酸、香豆酚)、异黄酮类物质(如豌豆素、菜豆素)和萜类物质等。

水解病原菌细胞壁 植物体内的几丁酶和β-1,3-葡聚糖酶能水解病原菌的细胞壁。

病程相关蛋白 参见第一节。

1-4 提高植物抗病性的途径

培育抗病品种 通过植物育种完成。

诱导抗病性 利用生物、物理、化学因子处理植物,改变植物对病原物的反应,产生局部或系统抗性。生物因子包括植物病原物、病原菌的非致病性生理小种、非病原微生物;非生物因子包括病原菌代谢产物(如毒素)、真菌细胞壁提取物、乙烯、水杨酸、脂多糖和低聚糖等。

农业技术措施 合理增施磷、钾肥;开沟排渍,降低地下水位;改善田间通风条件。

施用植物生长调节剂 人工施用乙烯利、水杨酸等,诱导抗病基因表达。

2 植物虫害与抗虫生理

2-1 植物抵抗害虫的方式与生理基础

2-1-1 拒虫性

拒虫性主要是通过物理方式干扰害虫的运动机制,包括干扰昆虫对寄主的选择、取食、消化、交配及产卵。棉花叶、蕾、铃上的花外蜜腺含有促进昆虫产卵的物质,无花外蜜腺的棉花品种可以减少昆虫40%的产卵量,因而是一个重要的抗虫性状。又如植物体内的番茄碱、茄碱等生物碱均对幼虫取食起抗拒、阻止作用,直至昆虫饥饿死亡。

2-1-2 抗虫性

有些昆虫具有偏嗜某些营养物质的弱点,当植物体内缺乏该营养物质时,就不会被害虫取食,表现为抗虫特性。更多的抗虫性表现是植物腺体毛分泌物、次生代谢物对昆虫有毒,昆虫食用后,引起慢性中毒,直至死亡。中棉21、华棉101等抗虫棉新品种棉酚和单宁的含量较高,可抗红铃、棉铃虫和棉蚜。

2-1-3 外界条件对植物抗虫特性的影响

植物的抗虫性不是绝对的,经常受到气候条件和栽培条件的影响,如光照弱或温度过高或过低都会使植物抗性明显降低,甚至会丧失抗性。如在光照减弱的情况下,茎秆硬度降低,原具有抗性的实秆小麦品种抗虫性下降显著。栽培过密,通风透气差也会导致植物抗虫性下降,害虫大量发生。

2-2　提高植物抗虫性的途径

培育抗虫品种　利用植物育种和生物技术培育抗虫品种，将成为21世纪提高植物抗虫性的重要手段。

合理栽培　栽培密度适当，控制氮肥使用，保证作物通风透光，健壮生长，可有效提高植物抗虫性。

合理施肥　缺钾、缺钙都会降低植物的抗虫性，因此，合理施肥，增施磷、钾肥可提高植物抗虫性。

复习思考题

1　病原菌怎样使植物致病？致病后的植物要受到哪些伤害？
2　植物本身如何抵御病害的侵染？
3　植物受害虫伤害时体内发生哪些生理变化？
4　如何提高植物对病虫害的抵抗能力？

植物的自卫

我们到野外旅游时要注意别让植物的刺扎了。酸枣树的长刺、仙人掌的叶刺、稻谷的芒刺都是植物自我保护的武器。抗虫小麦和红叶锦身上的刚毛，让害虫寸步难行。非洲卡拉哈利沙漠生长着一种带刺的南瓜，受到动物侵犯时它的刺就会插进来犯者的身上。蝎子草的长刺里面有一种毒液，人或动物碰上，刺就会自动断裂，把毒液注入人或动物的皮肤里，引起皮肤发炎或瘙痒。龙舌兰属植物含有一种类固醇，动物吃了以后，红血球破裂，死于非命。夹竹桃含有一种肌肉松弛剂，人和动物吃了就会性命难保。毒芹是一种伞形科植物，种子里含有生物碱，动物吃了几小时以内就会暴死。牛羊吃了乌头的嫩叶会中毒而死。人吃了巴豆的种子后会引起呕吐、拉肚子，甚至休克。有的植物体内含有各种特殊的生化物质，昆虫吃了以后会引起发育异常。续断的对生叶基部形成一条沟，下雨的时候里面存水，用来淹死偷袭的害虫。植物是怎样知道制造、使用和发展自己的防御武器的？它们又是怎样合成的呢？目前还没有一个定论。

第六节　环境污染生理

近些年来，由于世界上人口增加和工业的迅速发展，煤炭、石油、天然气等化石原料的使用剧增，大气层中二氧化碳、二氧化硫、氟化氢、氯气和二氧化氮等有害气体浓度逐年增大，污染环境，危害植物。人类只有一个地球，净化环境，防止环境污染，作为当今社会的重要工作之一，已经提到了重要的议事日程。

环境污染胁迫对植物的影响

1-1 土壤污染胁迫

土壤污染物分无机污染物和有机污染物。无机污染物包括重金属元素、放射性元素、酸、碱等;有机污染物包括化肥、农药、酚、氰化物、石油、有机洗涤剂和有害微生物等。土壤污染物胁迫主要从两个方面影响植物的生长。一方面土壤中的有毒物质直接影响植物生长或杀死植物,土壤受污染后,根系首先表现出被害状,尤其是受重金属污染后,根系变短粗,吸收功能变弱,根系生长受抑制或死亡;地上部萌芽迟,生长缓慢,叶片黄化,开花不齐,坐果率低,果实畸形,污染严重时树衰退或死亡。另一方面引起土壤酸碱度的变化,进而影响植物的生长。

1-2 大气污染胁迫

大气污染物包括二氧化硫(SO_2)、氟化氢(HF)、臭氧(O_3)、氮氧化物(包括 NO、NO_2 和硝酸雾)和总悬浮颗粒物(烟尘、粉尘、扬尘、风沙)等。大气污染对植物的伤害表现在群落、个体、器官组织、细胞和细胞器以及酶系统5个水平。

1-2-1 对群落的影响

在污染物的长期作用下,植物群落的组成会发生变化,一些敏感种类会减少或消失;另一些抗性强的种类会保存下来,甚至得到一定的发展。

1-2-2 对个体的影响

主要表现在生长减慢、发育受阻、失绿黄化、早衰等症状。

1-2-3 对器官组织的影响

叶组织坏死,叶面出现点、片伤斑,各种污染物对叶片的伤害往往各有其独特的症状,成为大气污染诊断的主要依据。器官脱落。

1-2-4 对细胞和细胞器的影响

细胞的膜系统在一些污染物的作用下,选择透过性被破坏,引起水分和离子平衡的失调,造成代谢紊乱。严重时细胞器崩溃。

1-2-5 对酶系统的影响

污染物通过对酶系统的作用而影响生化反应。

1-3 酸雨胁迫

酸雨是指 pH 小于 5.6 的雨或其他形式的大气降水。酸雨对植物引起的伤害症状一般表现为在叶缘、叶尖和脉间出现块状漂白坏死斑,有时出现黄化或枯萎。同一植物叶片和繁殖器官最敏感:叶片以刚刚完全展开的叶片最敏感;草本双子叶植物比木本双子叶植物、单子叶植物和针叶植物敏感。酸雨作用于植物叶片,严重时会导致细胞的功能丧失,气体的交换过程失去控制,最后导致蒸发和蒸腾作用失调,使植物更易遭受干旱的危害,并对空气中的气态污染物更加敏感。

2 植物对环境污染的反应

不同种类的植物，对环境污染的敏感性存在差别。植物对污染物的反应大致有三种情况：第一种是污染物在植物体内积累而被显示；第二种是污染物与植物在其组织内相互作用产生新陈代谢产物而被显示，即出现伤害症状；第三种为改变植物生长量（叶片和茎等部位的长度、大小及粗细等）。利用这些反应就可以对环境污染进行监测与评价。

同一污染源对同一植物的影响，因污染程度而异。大气污染对植物的危害，是由叶部侵入的，因为植物叶子的表层特别是下部表层，细胞排列比较松弛，孔隙较多。有害气体随大气通过孔隙进入叶组织中，就会发生一系列生化反应。当有害气体的浓度很低时，植物仍能进行正常的代谢作用，而不引起危害。若浓度较高或在植物中积累较多时，就会使植物的组织遭到破坏，出现叶黄素被破坏，出现不同颜色的斑点、叶细胞组织脱水、叶片脱落，甚至全株枯死等异常现象。土壤污染也随污染物浓度不同而对植物产生不同程度的影响。利用一些植物对污染物的特殊敏感性来监测环境污染程度的方法，叫指示植物法。对污染物具有特殊敏感性的植物就叫“指示植物”。

3 利用植物修复环境污染

人类为了生存与发展，不仅高强度开发自然资源，而且把大量污染物排放到自然环境中，给农业乃至整个人类的可持续发展带来严峻的威胁。修复受污染的环境，已成为迫不及待的事情。利用植物来修复环境污染，有许多优点，特别是和其他修复技术相比，费用较低，适合在发展中国家采用。植物可以通过吸收、固定、挥发、降解污染物等方式修复环境污染。植物是一个有效的土壤污染处理系统，它同其根际微生物一起，利用生理代谢功能担负着分解、富集和稳定污染物的作用。绿色植物吸收 CO_2 放出 O_2，减尘滞尘，吸收 SO_2 及其他有害气体、净化光化学烟雾，是大气环境净化的重要生物资源。植物净化大气污染主要通过叶片进行。一般说来，叶片面积愈大，净化能力就愈强，叶面积同净化能力成正比。

4 施肥、环境与农产品品质

4-1 施肥与环境

中国传统的农业生产是有机农业，肥料以有机肥为主，是一个封闭运转的生态系统，对环境的影响不大。随着工农业生产的不断发展，特别是化肥工业的不断壮大，我国农业生产中肥料的结构发生了根本的变化，化肥与有机肥的比例失调，施肥技术的改进步伐没有跟上肥料用量增加的步伐。肥料的合理施用不会污染环境，只有在施肥不合理时才会对环境造成损害，由于肥料特别是化肥用量的增加及不合理施肥因素的存在，使得施肥成为农业上污染环境的主要原因之一。施肥对环境的影响主要表现在三个方面：一是通过产生温室气体使全球变暖；二是通过水的径流使地表水体富营养化；三是肥料中有害物质超标造成土壤污染及农产品品质降低。

4-1-1 施肥对大气的污染

土壤每年都要向大气中排放大量的二氧化碳、一氧化碳、甲烷、氧化亚氮、氧化氮和水汽等气体，施肥会增加上述气体的排放量，其中与施肥关系最为密切的是氧化亚氮和甲烷，在农田中施用化学氮肥是大气中氧化亚氮增加的基本原因，甲烷则主要与有机肥有关。这些气体将造成温室效应，使气候变暖，这已成为全世界所关注的问题。

目前，农业已成为温室气候的第三大排放源，施肥对全球变暖的影响主要是通过产生温室气体。甲烷的来源主要是水稻土和湿地，氧化亚氮则主要来源于硝化和反硝化作用。据统计，我国北京地区水田甲烷的年排放量约为9.3～12.0 kg/亩（1亩=667 m²），全球施肥的土壤每年氧化亚氮的排放量则高达1.5×10^6 t，再加自然土壤氧化亚氮的年排放量，两者合计占全球氧化亚氮的53%。因此，在生产中应尽量做到合理施肥，并改善土壤的环境条件，减少甲烷和氧化亚氮的排放量，降低农业对大气污染的“贡献”，还农业以清白。

4-1-2 施肥对水体的污染

施肥对水体的污染包括对地下水的污染和地表水系的污染两个方面。

对地下水的污染主要是化学氮肥。因化学氮肥施入土壤后，在通气良好的条件下，大多将转化为硝态氮，而硝酸根离子是带有负电荷的，不能被土壤胶体吸附，易随水淋失至地下水中，从而增加地下水中硝酸盐的含量，施肥量越高，淋溶至地下水中的硝酸盐越多。

对江河湖泊等地表水系的污染则主要是氮肥和磷肥，它们是造成地表水体富营养化的主要原因之一，地表水体的富营养化是指江河湖泊等地表水中营养元素的富集现象。据报道，我国主要的20个湖泊水库中，处于富营养化和向富营养化方向发展的已占85%。氮磷等营养成分流失至水体后，使水中藻类大量繁殖，遮蔽阳光，消耗氧气，使鱼类难以生存。在多数情况下，磷是藻类生长的限制因素，所以磷对富营养化起着关键的作用。一般认为，当水体中磷的浓度达到10 mg/L时即可能产生富营养化，但同时还要看N/P，当N/P大于4～5时，限制因素可能是氮，磷浓度的升降对富营养化作用较小。还应当指出的是，因水体的用途不同，富营养化的标准也是不同的。

农田氮磷进入地表水体的主要途径是径流，1993年联合国粮农组织估计中国农田进入水体的磷为19.5 kg/hm²，比美国高8倍，比印度高80%。施肥是影响径流水中氮磷含量的主要因素，它可以使表土中磷集聚较快，同样也显著提高径流中氮磷的浓度，控制径流是防止水体富营养化的有效措施。

4-1-3 施肥对土壤的污染

土壤污染是指土壤中混入某些有害物质，或土壤中某些固有成分含量过高，导致土壤理化性质受到破坏，微生物区系和活性受到影响，土壤功能受损，肥力下降，影响作物产量。

造成土壤污染的主要原因是工业与城市废水不经处理直接用于农田及农药、化肥的不合理施用。偏施、多施氮肥不仅会引起土壤养分供应不平衡，还会增加植物体内硝酸盐、亚硝酸盐的积聚，对人体健康不利。磷肥施用过多则一方面造成土壤养分供应上新的不平衡，主要是由于拮抗而引起多种微量元素如锌、铁等的缺乏，另一方面有可能造成土壤重金属污染。磷肥是以磷矿石为原料经机械粉碎加工而成的肥料，其中含有镉、镍、铜、钴、铬、砷、铅、汞和钒等有害成分，据调查，磷肥中镉的含量约10～20 mg/kg，铅的含量约10 mg/kg，长期大量施用磷肥很容易引起土壤中镉、铅的积累，从而使作物中镉、铅的含量提高。另外，磷肥中还含有元素氟，含量高达2%～4%，长期大量施用磷肥易引起土壤中氟的积累。

应当指出，磷肥中虽然含有一定量的重金属元素，但还是很有限的，就目前我国磷肥的施入量来看，施磷肥带入的重金属对土壤环境的影响很小，基本上不会产生污染的问题，就算按我国远景磷肥施用量（8.00×10^6 t）来计算，由磷肥带入土壤的重金属量也低于土壤的负载值，造成污染的可能性亦不大。因此，土壤的重金属污染主要的还是来自于工业和城市废水、废渣，越靠近工矿区或城郊区的土壤污染越严重。

施肥对土壤的污染还体现在土壤中水溶性盐含量的增加上，这在保护地条件下表现的更为明显。由于日光温室等温室大棚中淋溶条件差，施肥量大，使盐在土壤中积累，土壤溶液浓度过高，严重影响了果树、蔬菜等的生产，有的甚至颗粒无收，需换土才能种植。这样的土壤盐类浓度障碍是因为过量施肥造成的，也是一种土壤污染中毒现象。

施肥是提高农业生产的关键技术手段，对我国农业的发展做出了不可磨灭的贡献，今后也将继续发挥作用，要防止施肥带来的一系列环境问题，并不在于要停止施肥，关键是如何合理施肥以提高肥料利用率，减少肥料的损失。目前，应大力推广配方施肥技术，大量、微量元素肥料平衡施用，合理灌溉，控制地表径流，防止水土流失，即最大限度地发挥肥料的经济效益，又最大限度的抑制施肥对大气、水体和土壤的污染。

4-2　施肥与农产品品质

农产品品质是一个十分笼统的概念，大体上包括三个方面的内容：一是农产品的营养价值，二是农产品的商业价值，三是对那些需要进一步加工或作为工业原料的产品应符合加工需要的某些品质。

4-2-1　氮肥对农产品品质的影响

氮是蛋白质的主要组成成分，氮肥对农产品品质的影响主要是可以提高作物，特别是禾谷类作物籽粒中蛋白质含量，缺氮时不仅影响作物产量，而且也会使质量下降。氮素供应过多对作物品质的影响主要有三个方面：一是降低瓜果类作物果实中的含糖量，如葡萄、苹果等施氮过多时造成C/N过小，氮、磷、钾比例失调，果实中含糖量少，果肉不甜，着色差，品质下降。二是施过量的氮肥会增加蔬菜植株体内的硝酸盐和亚硝酸盐含量，对人体健康不利。三是过量施用氮肥能增加病虫害的发生，如水稻施氮过多易感染稻瘟病、纹枯病，大白菜施氮过多易感染软腐病、结球不良，番茄果实中积累氨基丁酸，使果实带有青臭味等。另外，作物在氮素供应过多的情况下，后期易徒长，易倒伏，植株不健壮，抗逆性差，这也增加了植物感染病虫害的机会。

4-2-2　磷肥施用与农产品品质

磷是植物体内核蛋白、核酸等的组成成分，促进植物体内的糖代谢、氮代谢和脂肪代谢，在作物高产、优质、高效栽培中，对改善农产品质量有重要作用，尤其在果树、棉花、油料作物、豆科作物等喜磷作物上表现得更加明显。如在水稻上氮磷混施与单施氮相比，提高蛋白质含量7%～10%；在棉花上施磷能提高棉花结铃率，单株棉铃数和百铃皮棉重，增加纤维长度；在油料作物上施用磷肥能提高油脂含量，提高豆科作物的蛋白质含量，提高果树果实中的含糖量等，并能显著提高植物的抗寒性、抗旱性等。

4-2-3　钾肥施用与农产品品质

钾有品质元素之称，植物体内各种代谢活动过程几乎都有钾的参与，它对作物品质的作用是多方面的，即影响农产品的营养价值，又影响其外观和加工贮藏品质。

钾能提高果树果实中的含糖量,促进着色,增加硬度,并延长贮藏期。施用钾肥能提高烟草的含糖量,降低尼古丁含量,中、上等烟叶比例提高。钾肥可显著提高油料作物的含油量,施钾肥可使油菜含油量提高1%～1 5%,每公顷油菜产油量增加72 8～72 6 kg,油酸含量提高1 2%～1 6%,说明钾有改善油菜脂肪酸品质的作用。在纤维作物上施用钾肥可提高纤维的长度和强度,降低原麻含胶量,有利于工业加工。

除上所述,钙、镁、硫及微量元素对农产品品质亦有不同的作用,缺钙时蔬菜、水果的耐贮性下降,施用锌肥可提高禾谷类作物的蛋白质含量、水果中的含糖量、番茄中的维生素 C含量和可溶性糖含量等。

施肥与农产品品质之间存在着极为密切的关系,控制和提高农产品品质,须在确保所有农作物生产生态安全的基础上,遵循以下主要原则 :一是在不明显影响农产品质量的条件下,控制作物产量达到较高水平。充分发挥作物品种的增产潜力,但不宜以明显降低产品质量为代价 ;坚持对任何一种作物实施优质高产的双重生产目标。二是重视并促进农产品的关键质量指标 :多养分平衡施肥,为作物提供健康生育的营养基础 ;针对作物的品质优势和关键质量指标,制定配套的施肥措施。

复习思考题

1　环境污染胁迫指示植物监测法的生理基础是什么?
2　植物在修复环境污染中起什么作用?
3　施肥为什么能污染环境?怎样避免?
4　施肥与作物品质有什么关系?

本章小结

环境条件与植物的生长发育有着密切的关系,环境条件的好坏不仅影响作物的生长过程,也影响着农产品的质量和品质。环境条件主要包括水分、营养、气候、温度和土壤五个方面,不利于植物体代谢和生长发育的环境因素统称环境胁迫,也叫逆境。寒害、冻害、干旱、水涝、高温、盐害、病原菌侵扰以及空气、水体、土壤污染等都会对植物造成危害。长期的进化和对生长环境的适应使不同的植物对逆境有着相应的适应机理,细胞及分子生物学的研究已经取得了可喜的成就。在为作物提供合适生长环境的基础上,提高植物抗性,克服自然灾害,保证优质高产,这是学习本章内容的根本目的。逆境生理有许多机制尚在进一步研究中,随着相关领域的研究进展,植物逆境生理将会有更深入的进展。

知识窗

音乐与农业

有些植物具音乐的才能,能够"唱"出不同旋律的"歌声",有些植物会随着音乐的节奏"翩翩起舞",还有些植物爱听和谐悦耳的"交响乐"。

科学家们设想 :能不能让农作物听音乐,从而促进农作物增产呢?实验证明这是可能的。法国一位园艺学家将耳机套在一个番茄上,让它每天欣赏三个小时的音乐,结果这个番茄竟长到了2 5kg,创造了世

界纪录。法国国家研究中心的科学家用超声波培植蔬菜，蔬菜竟能在超声波的乐曲声中“闻歌起舞”，生长速度增加一倍以上。前苏联和英国的科学家也用超声波种出了25 kg的大萝卜和27 kg的卷心菜。在我国，科学家也曾用超声波处理桔梗等中草药种子，发芽率普遍提高了2～4倍。

声波为什么会促进农作物生长？科学家初步认为，超声波能够加速植物的光合作用，促进细胞分裂，从而加快了植物生长的速度。

如果这个奥秘完全揭开，人们就可能通过某种途径满足农作物对音乐的需求，以达到农作物增产的目的。甚至在培育农作物优良品种方面开辟出一条捷径。

第三篇　植物的生长发育和繁殖

植物的生长发育是植物进行各种生理生化变化的一个综合表现。生长是发育的基础，发育是生长的继续，二者都是通过细胞、组织和器官的分化来实现的。高等植物个体的生长发育包括种子萌发、幼苗生长、开花结实和衰老死亡四个阶段。

第十二章　植物的生长发育

目的要求：了解植物激素和植物生长调节剂的种类、特点和生理作用，掌握种子休眠的原因和打破休眠的方法，重点掌握植物生长规律及其在农业生产上的应用

学习要点：生长素、赤霉素、细胞分裂素、乙烯和脱落酸的生理效应以及乙烯利、2,4–二氯苯氧乙酸等植物生长调节剂的作用。打破和延长休眠的方法。植物生长的基本规律。

技能培训：植物种子生活力鉴定，植物根系活力测定

植物生长发育是植物生命活动中十分重要的生理过程，包括生长、发育和分化三个既有联系又有区别的生命现象。

生长是植物体体积和重量的不可逆增加，是量的变化，它是通过细胞的分裂和伸长来实现的。根、茎、叶等体积和重量的增加，整个植物体的由小到大都是生长的过程。

分化是指植物体各部分形成特异性结构的过程，是质的变化，它是通过分生细胞转变成具有特定结构和生理机能的成熟细胞来实现的。在细胞水平、组织水平和器官水平上均可表现出来。茎尖的生长点细胞转变为叶原基、花原基的过程，受精卵细胞转变为胚的过程，形成层细胞转变为输导、机械等成熟组织的过程都是分化。

发育是指在整个生命活动周期中，植物体的构造和生理机能从简单到复杂的变化过程，是质的变化。它是通过细胞的分化而导致组织、器官的分化和形成来实现的。根、茎、叶的形成，在内外的作用和影响下，由营养体向生殖器官（花、果实）的转变等都是发育。

第一节　植物的生长物质

在植物的生长发育过程中，除了需要水分和营养物质的供应，还要受到一些生理活性物质的调节和控制。这些调节和控制植物生长发育的物质，称为植物生长物质。植物生长物质包括两大类：一是植物体自身代谢过程中产生的，称为植物激素。二是人工合成的，具有植物激素活性的有机物，称为植物生长调节剂。

植物激素

植物激素有四个重要特性：①内源性。它是植物生命活动中细胞内部的产物，并广泛存在于植物界。②调控性。可通过自身生命活动调节和控制植物生长发育。③移动性。可从植物的合成位点运输到作用位点。④显效性。在植物体内含量甚微，多以微克计算，但可起到明显增效的作用。

动脑筋
你知道“生根粉”和“果实膨大剂”吗？

目前，国际公认的植物激素有五大类：生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯。

1-1　生长素

1-1-1　生长素的特性

生长素即吲哚乙酸，简称 IAA。因生长素在植物体内易被破坏，所以，生产上一般不用吲哚乙酸来处理植物，而多采用与其类似的生长调节剂如吲哚丁酸、萘乙酸等处理植物。

1-1-2　生长素的作用

促进植物的伸长生长、促进插枝生根、诱导单性结实和控制雌雄性别。

生长素最基本的作用是促进生长，但是与生长素的浓度、植物的种类与器官、细胞的年龄等因素有关。生长素浓度较低时可促进生长，较高浓度时则抑制生长。双子叶植物一般比单子叶植物敏感。根比芽敏感，芽比茎敏感，幼嫩细胞比成熟细胞敏感。

1-2　赤霉素

1-2-1　赤霉素的特性

赤霉素简称 GA。配成溶液易失效，适于在低温干燥条件下以粉末形式保存。

1-2-2　赤霉素的生理作用

促进茎和叶的生长、诱导抽薹开花、促进性别分化、打破休眠、防止脱落、诱导单性结实和促进无籽果实的形成。

1-3　细胞分裂素

1-3-1　细胞分裂素的特性

细胞分裂素简称 CTK。主要包括激动素、玉米素等。性质较稳定。

1-3-2　细胞分裂素的生理作用

促进细胞扩大生长、诱导芽的分化、防止衰老和促进腋芽生长。

1-4　脱落酸

1-4-1　脱落酸的特性

脱落酸简称 ABA。是植物体内存在的一种强有力的天然抑制剂，含量极微，活性很高，作用巨大。

1-4-2　脱落酸的生理作用

抑制植物生长、促进脱落、促进休眠和调节气孔关闭。

1-5　乙烯

1-5-1　乙烯的特性

乙烯简称 ETH。是一种促进器官成熟的气态激素。由于乙烯是气体，使用比较困难，所以一般都用它的类似物乙烯利代替。

1-5-2　乙烯的生理作用

加速果实成熟、促进脱落衰老、调节植物生长和促进开花。

在植物生长发育过程中，任何一种生理反应都不是单一激素作用的结果，而是各种激素相互作用的结果，各种激素之间的相互作用是很复杂的，有时表现为增效作用，有时表现为拮抗作用。了解各种激素对植物的生理作用、激素间的相互作用，以及和环境间的关系，在农业生产上具有非常重要的意义。

2　植物生长调节剂

随着植物激素的研究和发展，人们合成了许多具有激素活性的物质，以便更有效地控制植物的生长发育，这就是目前普遍应用的植物生长调节剂。

2-1　生长促进剂

2-1-1　萘乙酸 (NAA)

生理作用：扦插生根，控制枝条生长，疏花疏果，防止采前落果，促进菠萝开花，组培中广泛用于生根。

2-1-2　吲哚丁酸 (IBA)

生理作用：果树上主要用于促进扦插生根，引起的不定根多而细长，组培中用于生根，吲哚丁酸适应范围广泛而且安全，是目前最主要的调节剂。

2-1-3　2,4-二氯苯氧乙酸 (2,4-D)

生理作用：高浓度时可作为除草剂，低浓度时可防止番茄落花落果并诱导无籽果实的形成，组培中浓度适当时可诱导外植体脱分化。

2-1-4　萘氧乙酸 (NOA)

生理作用：促进扦插生根，防止采前果实脱落。

2-1-5　6-苄基腺嘌呤 (6-BA，BAP)

学名绿丹

生理作用：可显著增加葡萄果粒和果柄的固着力，减少果粒脱落，可促进苹果侧芽萌发，增大分枝角度，在组培中应用较为广泛。

2-1-6　四氢吡喃基苄基嘌呤 (PBA)

活性及移动性高于 6-BA。

2-2 生长延续剂和生长抑制剂

2-2-1 乙烯利 (CEPA)

乙烯利是目前生产上应用最广泛的调节剂,发挥作用的最适温度是 20~30℃。

动脑筋
多效唑和乙烯在生产上有哪些应用?

生理作用:促进果实成熟,抑制营养生长,促进花芽形成,诱导雌花形成和雄花不育,促进橡胶乳汁分泌,延迟花期,提早休眠,提高抗寒性。

2-2-2 矮壮素 (CCC)

生理作用:抑制营养生长,使植物茎秆加粗,叶色加深,叶片加厚加宽,能够更好地进行光合作用,并抗倒伏,促进花芽形成,增加坐果。

2-2-3 三碘苯甲酸 (TIBA)

一种阻碍生长素运输的物质。

生理作用:消除顶端优势,促进腋芽生长,分枝增多,植株矮化。

2-2-4 比久 (B)

生理作用:抑制顶端优势,刺激果树新梢生长,利于花芽形成,减少采前落果,促进果实着色。比久在农业生产上应用比较广泛,但有试验表明,其对人和牲畜均有毒副作用,致癌性强烈,所以在农业生产中要禁止使用。

2-2-5 多效唑 (PP_{333})

生理作用:延缓植株营养生长,促进生殖生长。

2-2-6 马来酰肼 (MH,青鲜素)

生理作用:抑制茎的伸长,防止洋葱、马铃薯、大蒜等在贮藏时发芽,抑制烟草腋芽生长。但马来酰肼可能致癌和使动物染色体畸变,所以,对食用植物最好以不用为宜。

2-2-7 整形素 (形态素)

生理作用:抑制茎的伸长生长和种子萌发,促使葡萄、番茄产生无籽果实。

2-2-8 烯效唑 (S_{3307})

生理作用:同多效唑,但比多效唑强 2~4 倍,是目前应用较多的一种植物生长调节剂。

植物激素和植物生长调节剂在农业生产上应用非常广泛。为了便于使用,现将它们的效应和应用列于附表,供大家参考。

复习思考题

1 明确植物生长物质、植物激素、植物生长调节剂的概念及区别。
2 植物激素分哪几类?各类有什么生理作用?
3 常用的植物生长调节剂有哪些种?简要说明它们的作用。
4 简述植物生长物质在生产中的应用特点和注意事项。

醉人草

在埃塞俄比亚的支利维纳山中生长着一种奇妙的植物，当地人称醉人草。醉人草高30 cm左右，茎有刺，叶子上有气孔，从气孔中分泌出类似酒精之类的物质。醉人草分泌的酒精味很浓烈，摘下一片叶子，靠近鼻子熏一会儿，人就会像喝醉酒一样慢慢晕倒。如果在房间里放一盆醉人草，几分钟之后，人们就会觉得浑身发热，面红耳赤，烂醉如泥。

用　途	药剂名称	施用对象	效　果
促进发芽　打破休眠	赤霉素	马铃薯块茎	用于夏收块茎的二季栽培
促进生根	吲哚丁酸 萘乙酸	树木枝条的扦插	加速与增多根的形成
促进生长　增加产量	赤霉素 增产灵 比久	菠菜、芹菜、莴苣等叶菜 水稻、大豆、玉米等 马铃薯植株	增加茎叶产量 促进灌浆、成熟、增产 抑制节间伸长，促进块茎膨大
防止脱落	萘乙酸 赤霉素 比久	棉花、苹果、柑橘 棉花幼铃 苹果、瓜类	防止熟前落果 防止棉铃脱落 防止采前落果，抑制植株徒长，促进结果
促进开花	萘乙酸 赤霉素 乙烯利	菠萝、荔枝 甜菜、甘蓝、萝卜 菠萝	促进菠萝开花 抽薹开花 促进菠萝周年开花
促进结实	萘乙酸 萘氧乙酸 赤霉素	辣椒 番茄、茄子、西瓜 葡萄	提高坐果率 促进结实并获得无籽果实 果实增大
抑制生长 促进花芽分化	比久 乙烯利	苹果、幼树 苹果、幼树	抑制新梢生长，缩短节间，促进花芽分化，提早结实
疏花疏果	萘乙酸钠	鸭梨、苹果	鸭梨可疏花25%
抑制侧芽提高品质	青鲜素	烟草	抑制侧芽生长、提高烟叶品质
促进雄花发育	乙烯利	黄瓜、南瓜	雌花着生节位低、数量增多
抑制雄性发育	青鲜素 乙烯利	玉米、棉花 小麦	雄蕊被杀死， 但活性正常
促进成熟	乙烯利 乙基黄原酸钠	柿子、香蕉、柑橘、番茄辣椒 水稻 棉花 小麦	提早成熟 提早成熟3～5天 提早吐絮、增收霜前花 提早成熟5～7天

续表

用　途	药剂名称	施用对象	效　果
促进橡胶分泌乳汁	乙烯利	橡胶树	提高产量、节约劳力
贮藏保鲜	比久或矮壮素 6-苄基腺嘌呤 激动素 青鲜素	叶用莴苣 花椰菜、甘蓝、莴苣 草莓 洋葱、大蒜	8～22℃条件下延长贮藏期 可延长贮藏保鲜期 可保持果实新鲜，延长贮藏期 鳞茎到翌年3～4月也不发芽
抑制发芽　延长休眠	萘乙酸甲酯	马铃薯块茎	延长贮藏期
延缓生长　植株矮化	矮壮素 三碘苯甲酸	小麦、棉花 大豆	矮化，防倒伏 植株紧凑，减少脱落 节间缩短，增加结实率
诱导脱叶	硫氰化铵 氯化镁 乙烯利 脱落酸	棉花、花生、马铃薯 棉花 棉花 豆类	下部1～2个铃开裂时喷，脱叶效果好 叶片大量脱落，利于机械收获

第二节　种子生理

在植物的生命周期中，种子是上一代植物生长的结束，也是下一代植物生长的开始，种子的质量直接关系到植株生长的状况。种子是农业生产的主要收获物，了解种子的生命活动规律，以及环境条件对种子活动的影响，是农业丰产丰收的重要保障之一。

1　种子的休眠

1-1　休眠的概念及意义

绝大部分种子成熟后，在适宜的条件下便可以萌发，但有些种子即使条件适宜也不萌发，必须经过一个时期后才能萌发。在植物个体发育过程中，这种生长暂时停滞的现象称为休眠（生理性休眠、熟休眠）。对于因萌发条件不具备而使种子不能萌发的现象，广义上也称为休眠（外因性休眠、强迫休眠）。不同植物休眠的时期不同，而且休眠期的长短也各不相同。

休眠是植物在长期进化过程中形成的一种对不良环境的适应，处于休眠状态的种子抗性增强，所以休眠有利于种族的生存和延续。

1-2　种子休眠的原因

有些植物的种子，即使给予适宜的外界条件仍不能萌发，这主要是由于种子内部因素造成的，其原因有以下几点：

1-2-1　种皮的影响

有些植物，如豆科的豌豆、绿豆、苜蓿等，它们的种子种皮非常厚而坚实，或者种皮外面具有厚而致密的角质层覆盖，成为坚硬的保护层，使种皮不能透水或透水性弱；还有些植物种皮不透气，外界的氧气无法进入，种子内呼吸产生的二氧化碳又无法排出，从而抑制了胚的生长；还有些植物的种子，种皮虽然透气，但种皮太硬，胚无法突破种皮，很难萌发。所以，种皮造成的阻碍是导致种子休眠的重要原因。

动脑筋
香菜、胡萝卜的种子播种前要怎样处理？

1-2-2　胚的影响

有些种子，从外观看已经成熟，但其内部在形态或生理上还尚未发育完成。胚未成熟所引起的休眠有两种类型：一种是胚的生长和组织分化还未完成，离体后种子需要经过一段时间的贮藏，胚从胚乳中吸收营养，完成生长和分化，才能达到完全发育成熟，如白蜡树、人参、银杏等。另一种是种子的胚在形态上已完全成熟，但在生理上尚未完全成熟，收获后需要经过一段时间，在胚内发生一系列的生理生化变化才能萌发。种子在休眠期内发生的生理生化过程，称为后熟。如苹果、黄瓜、桃、小麦和松柏类的种子。

1-2-3　抑制萌发物质的影响

有些植物的果实或种子中含有抑制种子萌发的物质，抑制萌发的物质包括氢氰酸、有机酸、植物碱、酚类和脱落酸等。这些物质的存在阻碍了种子萌发的正常代谢活动而使种子处于休眠状态。

1-3　打破及延长休眠的方法

休眠是植物对不良环境的一种适应，但是有时人们要采取各种有效的措施人为地打破或延长休眠，以满足生产和生活的需要。

1-3-1　打破休眠

引起休眠的原因很多，因而我们要采取不同的措施来打破休眠：因种皮坚硬而引起的休眠，可采用机械损伤、硫酸腐蚀、脂溶等方法；胚未发育完成或未完成后熟作用的种子，可采取低温层积、晒种和化学药剂等方法；因抑制萌发物质存在而不能萌发的种子，采取去除果肉、浸水冲洗、低温或用赤霉素处理等方法。

1-3-2　延长休眠

低温、干燥是延长种子休眠的最有效方法，有时也可用化学药品抑制萌发，但应注意，用化学药品处理过的种子不宜留做种用，若食用也一定要检验其安全性。

2　种子的萌发

2-1　种子萌发的过程

植物种子萌发的过程可分为吸胀、萌动、发芽三个阶段。

第一阶段　吸水膨胀　生活的种子随吸胀时含水量的增加，种子内部也发生了物质与能量

的转化，主要包括酶的活化、有机物的转变（有机物的分解、运输及重建）、激素的变化（生长素、细胞分裂素、赤霉素含量的增加）等。

第二阶段　萌动　胚由于细胞数目增多，体积增大，达到一定限度后，就顶破种皮而出，首先突破种皮的是胚根。

第三阶段　发芽　种子萌动后，胚继续生长，当胚根的长度与种子的长度相等，胚芽的长度到达种子长度的一半时，就达到了发芽的标准。

种子发芽后，胚根深入土壤形成主根，胚芽形成茎、叶，胚就转变成能独立生活的幼苗。

> 动脑筋
> 种子发芽最初突破种皮的是植物的芽吗？

2-2　影响种子萌发的条件

2-2-1　影响种子萌发的内部条件

种子从完全成熟到丧失生活力所经历的时间，即种子保持发芽力的年限，称为种子的寿命。不同植物种子的寿命长短各不相同。种子贮藏期间生长虽然处于停止状态，但生命活动并未停止，代谢仍然存在，呼吸照常进行，不过是处于很微弱的状态而已。

种子的生活力和发芽率是影响种子萌发的重要因素。种子生活力是指种子发芽的潜在能力或胚所具有的生命力。种子发芽率是指种子发芽初期正常发芽的种子占供试种子的百分率。所以，在生产上一定要选择健全、饱满、生活力强、发芽率高的种子，做好留种工作。

2-2-2　影响种子萌发的外界条件

生活力强的种子，必须给予适当的外界条件，即充足的水分、适宜的温度和足够的氧气才能萌发，有些植物种子的萌发还需要光。

水分　种子只有从外界吸收到足够的水分后，各种生理活动才能顺利进行，种子才能够萌发。水分可以软化种皮，利于种子内外的气体交换，增强胚的呼吸作用，加快酶的活化，促进物质的转化和运输。所以，水是种子萌发的首要条件。

各种植物种子萌发时的需水量不同。一般是脂肪和蛋白质类种子吸水量多于淀粉类种子。种子萌发时水分不足，会造成萌发时间延长，出苗率低或幼苗瘦弱；萌发时水分过多，会造成种子腐烂死亡。所以，在农业生产上播种时一定要根据实际情况采取灌水、排水、播后镇压等措施，保证种子顺利萌发出苗。

温度　种子必须在一定的温度范围内才能萌发，适宜的温度可以增强酶的活性，促进物质和能量的转化，利于种子吸水和气体交换。影响种子萌发的温度分为最低温度、最适温度和最高温度，即温度的三基点。超出最低温度和最高温度这个极限范围，种子将不能萌发，即使萌发幼苗也非常瘦弱，抵抗力差，很难成活。因此最有利于种子萌发的温度应为萌发的最适温度，此时发芽率高且幼苗健壮，抗性强。农业生产上，对于春播作物一般采取温室、地膜覆盖等方法提高温度，促进种子萌发。

氧气　种子萌发是一个非常活跃的生理过程，需要强烈的呼吸作用，以保证其能量的供应，所以氧气是种子萌发中不可缺少的重要因素。一般作物的种子，需要空气含氧量在10%以上，才能正常萌发，多数作物种子当空气含氧量下降到5%时几乎不能萌发。土壤气体中氧的含量通常在20%以下，而且随着土质的黏重程度和土层的深度逐渐减少。若土壤水分过多，板结或

播种过深,种子得不到足够的氧气供应,只能进行无氧呼吸,就会造成酒精中毒甚至烂种现象。

温度、水分和氧气是种子萌发必不可少的重要因素,这三个因素不是孤立的,而是互相影响的,如土壤含水量高,就会造成氧气缺乏,土温较低。在种子萌发的不同阶段三种因素所处的地位不同。

光　光对多数植物种子的萌发没有显著的影响,但有些植物种子萌发需要光,有些植物种子萌发受光的抑制。需光种子在黑暗条件下,发芽率极低,宜浅播 嫌光种子在光照条件下,发芽率极低,宜深播。

复习思考题

1　什么叫休眠?休眠有什么意义?说明休眠的类型。
2　哪些原因促使种子休眠?如何打破休眠?
3　玉米入库前要将其含水量降至一定水平之下,为什么?
4　简述种子萌发的生理过程。
5　外界条件对种子萌发有什么影响?

植物的睡眠

睡眠是人类生活的重要组成部分,动物需要睡眠,植物也需要睡眠,不同的植物正常生长发育开花结果要求睡眠的时间是不同的。

晴朗的夜晚,合欢、含羞草、菜豆、三叶草、酢浆草、白屈菜和羊角豆的叶子会折合关闭,全部合拢起来。花生的叶子从傍晚开始,便慢慢地向上关闭,告诉我们白天已经过去,它要休息了。夏季水面上绽放的睡莲花,早晨花瓣慢慢展开,傍晚又闭拢花瓣,重新进入睡眠状态,这种"昼醒晚睡"的规律性获得了"睡莲"的昵称。蒲公英入睡时,花瓣向上竖起来闭合,好像一个黄色的鸡毛帚。

达尔文认为叶片的睡眠也许是为了保护叶片抵御夜晚的寒冷。"月光理论"认为叶子的睡眠运动使植物减少遭受月光的侵害。美国科学家思瑞特发现,不进行睡眠运动的叶子温度总比进行睡眠的叶子温度要低1℃左右,正是这仅仅1℃的微小温度差异,构成了阻止或减缓叶子生长的重要因素。相同的环境中,能进行睡眠运动的植物生长速度较快,与其他不能进行睡眠运动的植物相比,它们具有更强的生存竞争能力。

植物不仅在夜晚睡眠,也有午睡的习惯。午睡时叶子气孔关闭,光合作用明显降低。这主要是由于大气环境的燥热,造成植物的一种抗衡干旱的本能。午睡使农作物减产,为提高农作物产量,必须创造条件减轻甚至避免植物午睡,甚至使植物不再午睡。

第三节　植物的生长与分化

植物的生长是以细胞的生长为基础的。细胞的生长分为三个时期：

分生期　具有分裂能力的细胞（根、茎顶端分生细胞、种子萌发中的胚细胞）属于分生期。分生期主要进行细胞的分裂。其特点为细胞数量和原生质增加，体积变化不大，细胞生长较慢。赤霉素、细胞分裂素、吲哚乙酸可使细胞分裂加快。

伸长期　分生期的部分细胞停止分裂，细胞大量吸收水和营养物质，体积快速增加，细胞生长较快，生命活动旺盛，构成细胞壁、细胞质和细胞核的结构物质含量增高。赤霉素和吲哚乙酸促进细胞的伸长，乙烯和脱落酸抑制细胞的伸长。

分化期　细胞停止伸长，细胞壁发生不同程度增厚，细胞内部结构也发生变化，形成在形态和机能上不同的细胞，这个过程叫分化。

由于细胞的生长和分化，形成各种组织，多种组织构成器官，所以我们说，细胞生长是植物生长的基础。

1　植物生长的一般规律

植物的生长是一个体积和重量不可逆增加的过程，这一阶段生长的好坏，直接影响植物的产量和品质。植物的生长具有一定的规律性。

1—1　植物生长大周期

在植物的生长过程中，个别器官或整个植物体的生长速度，都表现出“慢—快—慢”的基本规律，即开始时生长缓慢，以后逐渐加快，达到最高点，然后生长减慢以至最后停止的过程，称生长大周期（图 12—1）。

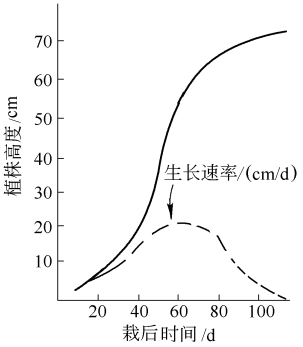


图 12—1　植物生长大周期

植物生长表现出的大周期现象可从两方面解释：首先，植物体的器官由细胞组成，细胞生长表现为“慢—快—慢”的规律，所以，器官生长才表现出生长的大周期现象。另外，对整个植物体而言，生长初期，根系不发达，吸收水和无机盐的能力差，叶片小而少，光合强度弱，合成的有机物少，因而生长速度慢；生长中期，根系逐渐发达，吸收能力增强，叶面积增加，光合效率增强，有机物合成增加，各器官生长速度加快。生长后期，植株逐渐衰老，根系吸收能力下降甚至停止，叶片开始脱落，叶面积减少，有机物合成量减少，生长减慢。

了解植物生长大周期在生产上具有重要的实践意义：植物生长是不可逆的，一切促进或抑制生长的措施必须在生长最快速度到来之前采取行动，若错过大周期，生长速度下降时再采取补救措施就来不及了；生长大周期通过的

动脑筋
怎样理解“不误农时”的含义？

速度和幅度,对每种植物和器官具有严格的时间性和数量感,高产栽培中运用的综合技术措施保证植物或器官的生长大周期的出现,在时间上要准时,数量上要定量,若错失预期要求,不是引起早衰就是造成迟熟,高产目标就将落空;同一植株的不同器官,生长大周期出现的时间是不同的,有先有后有重叠,在采取措施控制某一器官生长时,一定要注意考虑对其他器官的影响。

1-2　植物生长周期性

整株植物或植物器官的生长速率按季节或昼夜发生规律性的变化,这种现象叫做植物生长的周期性。

植物生长随昼夜表现出的快慢节律性变化,称为昼夜周期性。植物的昼夜生长主要受环境条件如温度、光照强度和植物体内水分状况的影响。在水分适宜,温暖白天的生长速度快于夜晚,若白天温度增高,光照增强,空气干燥,植物的生长将受到抑制。

植物的生长随季节表现出的快慢节律性变化,称为季节周期性。植物季节周期性主要受四季温度、水分和光照条件的控制。例如,温带的多年生木本植物,春季发芽,夏季旺盛生长,秋季落叶,生长停止,冬季休眠,完成一个生长季,第二年春季又发芽……。这样在长期的环境条件与植物的相互作用下,成为植物自身的遗传特性。

1-3　极性

一株植物形态学的上下两端存在差异的现象,称为极性。即使植物器官的放置方向发生颠倒,极性现象也不会改变,例如,无论我们将枝条正挂或倒挂在潮湿环境中,总是在形态学的上端长芽,下端长根。所以,在生产实践中进行扦插、嫁接时一定要注意极性,不能颠倒,否则将无法成活(图 12-2)。

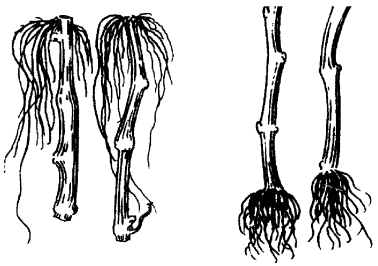


图 12-2　植物生长的极性

1-4　再生性

在适宜的条件下,植物的离体部分能恢复所失去的部分,重新形成一个新个体,这种现象叫再生性。在生产上采用扦插、压条进行繁殖,就是利用了植物的再生能力。

1-5　无限性

植物生长与动物生长有本质的不同,动物的生长只是各种器官的生长增大,不再形成新的器官,并且生长有一定的限度;植物由于存在始终保持胚胎状态的顶端分生组织和侧生分生组织,一生中不但能不断长高增粗,还能不断产生新的器官。植物的无限性表明了植物的可塑性,也给生产提供了可控性。

动脑筋

听说过世界爷吗?世界爷为什么如此高大?

1-6　植物生长的相关性

植物体的各个器官在生理上是相互独立,相互联系的。植物体的各个部分在生长过程中相

互促进与控制的现象，叫做相关性。

1-6-1　地上部分和地下部分的相关性

根系为地上部分提供水、无机盐、赤霉素和细胞分裂素等，茎、叶为根系供应蛋白质、糖类、维生素和吲哚乙酸等，所以，根系发达，树冠也相应高大；枝叶生长不好，根系的生长也受阻；枝叶生长过旺，根系的生长就被削弱。所以，我们一定要根据生产目的，调控地上部分和地下部分的生长，以达到提高产量的目的。

1-6-2　主茎和分枝，主根和侧根的相关性

由于主茎的顶芽生长而抑制侧芽生长的现象，叫做顶端优势。主根和侧根也存在顶端优势，主根和主茎总是比侧根和侧枝生长快。生产上要根据顶端优势原理采取有效措施，促进或控制植物生长。

1-6-3　营养生长和生殖生长相关性

营养生长是生殖生长的基础，生殖生长所需的养料大多数由营养器官供应，营养生长不好，生殖器官生长也不好。营养器官生长过旺，茎叶徒长，养分消耗较多，生殖器官分化延迟，生育期延长，产量低。生殖器官生长过旺，营养物质向生殖器官转移，营养器官生长减慢，甚至衰老死亡。在果树生产上采取适当供应水、肥，合理修剪或适当疏花疏果，保证其稳产、高产。

2　植物生长的影响因素

动脑筋

花卉生产“摘心”的意义是什么？知道这种做法的生理依据吗？

植物的生长是植物体内的各种生理活动协调一致，共同作用的结果。因此，所有影响植物生理活动的条件都影响植物的生长，主要包括温度、光、水分、矿质营养和生长物质等。

2-1　温度

植物只有在一定的温度范围内，才能正常生长。温度对植物的生长也具有最低温度、最适温度和最高温度，称为植物生长的温度三基点。

植物正常生长的温度不是恒温，而是要有比最适温度稍低的昼夜温度变化，即白天温度高，夜间温度低，具有一定的温差，并呈现周期性的变化，这种现象称为温周期。白天温度较高，利于光合作用的进行，夜间温度低可减少有机物的消耗，利于光合产物的积累，使植物体内的积累大于消耗，加速了植物的生长。

2-2　光照

光对植物生长的影响，除通过代谢作用影响其生长外，还可通过抑制细胞伸长、促进细胞分化而对植物的器官分化和形态建成产生直接影响。光对植物形态建成产生的直接影响称光范型作用。光是绿色植物正常生长所必需的条件，光可影响植物的器官分化、形态建成、光合作用等。

2-2-1　光照强度

适宜的光照强度可促进光合作用的顺利进行，为植物的生长提供足够的物质和能量。在黑暗条件下，植物表现为：茎细、节长、脆弱（机械组织不发达）、叶片小而卷曲、根系发育不良和全株

发黄,这种现象称为黄化现象。

2-2-2　光周期

一天中,光照和黑暗的交替,称为光周期。光周期除了能诱导植物开花外,还影响植物花茎的伸长、块根和块茎的形成、芽的休眠和叶片的脱落等。

2-2-3　光质

不同波长的光对植物生长有不同的影响。短波的蓝紫光有抑制植物生长的作用,其中紫外光的抑制作用更显著,它可以使植物矮化。所以,在育苗时常采用浅蓝色的塑料薄膜覆盖,它能透过紫外光,抑制植物徒长,与无色薄膜相比,幼苗生长得更健壮。

2-3　水分

水是植物生长所必需的。土壤含水量、蒸腾作用的大小、空气湿度等都影响植物的生长。当水分缺乏时,影响植物细胞的分裂和伸长,所以,影响植物的生长。当水分过多时,根系不发达,茎叶细幼徒长,影响产量。

植物的需水量受植物生育时期的影响,生产量大的时期也就是需水量大的时期,植物营养生长旺盛期和生殖器官形成期是对缺水最敏感的水分临界期。

2-4　矿质营养

矿质营养和植物的生长有密切的关系,植物缺乏其中任何一种必需的矿质元素,都能影响生长。关于各种矿质元素的生理作用,在植物生长与养分一章已经讲述,这里不另叙述。

2-5　生长物质

植物生长物质包括植物激素和植物生长调节剂(在植物生长物质一节中已经论述),植物只有在各种生长物质的调节和控制下,才能以适宜的速度生长。

复习思考题

1　细胞生长分哪几个时期?各期有什么特点?
2　什么叫植物的生长大周期?说明其引起的原因和实践意义。
3　什么叫顶端优势?什么叫极性?说明它们在生产中的作用。
4　简述植物生长的相关性,并说明在农业生产上的应用。
5　哪些环境条件影响植物生长?为什么昼夜温差大更利于作物生长?

本章小结

植物生长物质是调节和控制植物生长发育的物质,分为植物激素和植物生长调节剂两大类。植物激素是植物体自身合成的,有生长素、赤霉素、细胞分裂素、脱落酸和乙烯。生长调节剂是人工合成的激素类似物。休眠是指植物生长暂时停滞的现象,是植物对不良环境的一种适应,包括熟休眠和强迫休眠两种类型。休眠的原因有种皮的影响、

胚的影响、抑制萌发物质的存在等，在生产上要采取相应的措施人为地破除或延长休眠。健全、饱满、生活力强的种子，在充足的水分、适宜的温度、足够的氧气的条件下，经吸胀、萌动、发芽，形成健壮幼苗。植物生长是以细胞生长为基础的。在水分、温度、光照、矿质营养和生长物质等因素的影响下，植物生长表现出生长的大周期、生长的周期性、相关性、极性和再生等基本规律。

植物也能运动

高等植物的整个身体是不能移动的，但是高等植物身体的个别部分可发生位置和方向的改变，这就是植物的运动。植物运动主要是受到某些外界条件的刺激而引起的。若运动的方向与刺激的方向有关，就称为向性运动（向光性、向地性、向水性、向化性）；若运动的方向与刺激的方向无关，就称为感性运动（感夜性、感震性）。

种子在土壤中不论位置如何，幼苗的根总是向下生长，这就是向性运动的一种，称为向地性。根的向地性能使根深入土壤，从土壤中吸收水和无机盐，并使植物固着在土壤中。茎向上生长，称为负向地性，叶子总是水平生长，称为横向地性。

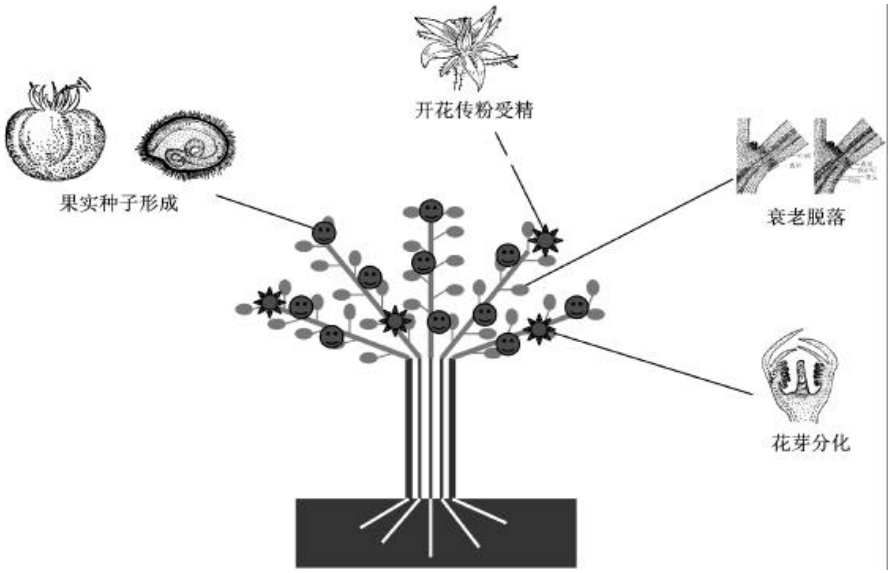
有些植物能随光的方向而弯曲生长，称为向光性。若把植物放在窗台上，它就全部朝向光源，茎的这种向光生长的现象，称为正向光性。茎的向光性，可以使叶充分接受日光，进行光合作用。根是背光生长的，称为负向光性。

当土壤干燥而水分分布又不均匀时，根总是向较潮湿的地方生长，称为向水性。根向肥料较多的地方生长，称为向化性。因此，我们可用水和肥来影响植物根的生长。

有些植物叶片一到夜晚就合拢起来，叶柄下垂，白天又开张，这种现象称为感夜运动。感夜运动是由于温度和光照强度发生变化而引起的。花生叶子的感夜运动很灵敏，健壮的植物一到傍晚小叶就合拢，而植株有病或条件不合适时，叶子的感夜运动就表现迟钝。

当含羞草的小叶受到震动或机械刺激时，小叶立刻成对合拢，如果刺激加强全株小叶合拢，同时叶柄下垂，但是经过一定时间以后，全株又可逐渐恢复原状。这种由于受到机械刺激而引起的运动称为感震运动。

第十三章　植物的生殖、衰老和脱落



目的要求：了解植物生殖、衰老和脱落的生理过程，认识温度、光周期、营养状态和环境条件对植物成花的影响，掌握春化作用和光周期现象在农业生产上的应用。

学习要点：春化作用，光周期现象，光周期诱导，春化作用、光周期与农业生产，碳氮比学说，花器官性别分化，授粉与受精，种子、果实发育，植物衰老，器官脱落。

植物生长到一定阶段就会开花，在自然条件下每种植物都是在固定的季节开花。开花是植物由营养生长转入生殖生长最明显的标志。花是植物的繁殖器官，雌雄蕊成熟后，花器开放，花药开裂，花粉散出，通过授粉和双受精作用，胚珠发育成种子，子房发育成果实。果实成熟后，植物相关器官便进入衰老阶段。

第一节　植物的成花生理

植物的花芽来源于分生组织形成的花原基，茎的顶端分生组织可以形成叶芽，也可以形成花芽，究竟向哪个方向分化，决定于植物的内部因素和植物生长的环境条件。

1 春化作用

在自然条件下，低温是诱导某些植物成花的决定性因素之一。一、二年生植物如冬小麦、萝卜、白菜和芹菜等，在第一年生长季节形成营养体，以营养体越冬，经受一定天数的低温后，第二年春天才能开花结果，否则只进行营养生长。低温促使植物开花的作用称春化作用。

春化阶段的主导因素是低温，一般在 0～2 ℃，不同植物需要的时间不同。除此之外，氧气（呼吸作用）、水分（>40%）和糖（呼吸底物）也是春化过程不可缺少的重要条件。在春化作用还没有完成时将植物返回高温（40～50℃）或置于缺氧条件下，春化效果即行消失，高温和缺氧消除春化效果的现象称去春化作用。

植物接受春化作用的是正在分裂的细胞，主要是顶端分生组织。春化作用的诱导效应可以通过细胞分裂和嫁接进行传递。试验证明：只要植株的一个主干经过春化作用，则由主干发出的几个侧枝都具有春化效应；将经过低温处理的二年生天仙子叶片嫁接到未处理的植株上可诱导后者开花。

> 动脑筋
> 冬小麦春天播种也能正常开花结果，可能吗？

2 光周期现象

某些植物开花受光照时间的制约，植物对于白天和黑夜相对长度的反应或每天昼夜长短影响植物开花的现象称光周期现象。光周期影响植物开花的现象是 1920 年美国科学家加纳尔（W. W. Garner）和阿拉尔特（H. A. Allard）发现的。

2－1　植物的光周期类型

加纳尔和阿拉尔特通过人工延长或缩短日照的方法，做了大量的试验研究日照长度对植物开花的影响，结果证明，各种植物成花对日照条件的要求是不同的，于是根据植物对光周期现象的反应不同将植物分为四种类型：

2－1－1　短日植物

在昼夜 24 h 周期中，日照长度短于一定的时数（临界值）才能开花的植物，延长黑暗或缩短光照可提早开花，否则延迟开花或不开花。常见的短日植物有大豆、水稻、玉米、菊花、牵牛、紫苏和苍耳等。

2-1-2　长日植物

在昼夜 24 h 周期中，日照长度长于一定的时数（临界值）才能开花的植物，延长光照或缩短黑暗可提早开花，否则延迟开花或不开花。常见的长日植物有小麦、萝卜、菠菜、油菜、甘蓝、大白菜、天仙子和金光菊等。

2-1-3　日中性植物

不要求一定的昼夜长短，自然条件下四季均能开花的植物。如四季豆、黄瓜、番茄、茄子和四季草莓等。

2-1-4　短-长日植物和长-短日植物

这些植物开花要求双重的日照条件。如果把这些植物一直放在长日或短日条件下，便停留于营养生长。如果继短日之后给以长日照或继长日之后给以短日照，植物便能开花。前者称短-长日植物，如瓦松；后者称长-短日植物，如夜香树。

2-2　光周期诱导

动脑筋

牵牛花是短日植物，北方一般秋天开花，但也有个别夏季开花者，知道为什么吗？

2-2-1　光周期诱导

植物只有在适宜的日照条件下才能开花，但引起植物开花的适宜光周期处理（适宜日照长度）并不需要一直延续到花的分化为止。当植物经过足够日数的适宜的光周期后，即使再处于不适合的光周期下，那种在适宜光周期下产生的诱导效应也不会消失，植物仍能正常开花，这种现象称光周期诱导。试验证明，发生光周期反应的部位是芽，而感受光周期的部位是叶，短日植物菊花的试验已经证明了这一点（图 13-1）。在适合的光周期诱导下，植物叶片中合成某种促进开花的物质——开花刺激物运到顶端分生组织，引起植物开花。甚至通过茎干将几株植物嫁接为一体，其中一株植物经过光周期诱导，其他植物即使存在于不适宜的光周期条件下，几株植物仍能共同开花（图 13-2）。

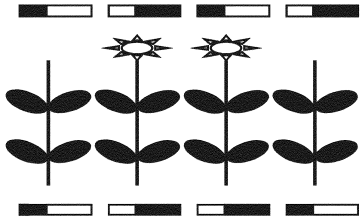


图 13-1　不同光照处理对菊花开花的影响

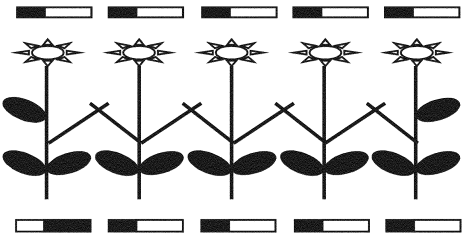


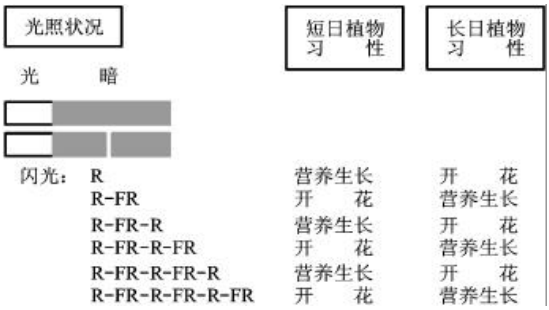
图 13-2　植物开花刺激物传导试验

2-2-2　影响光周期诱导的因素

日照强度　在自然条件下，光周期诱导所需要的光照强度是很微弱的，远远低于光合作用所

需要的光强。一般认为,光周期诱导的光照强度约为 50～100 lx (勒克斯) ,但不同的植物甚至相同植物的不同品种需要的光照强度均不相同,特别是在用人工光照补充昼长时,只要很弱的光强,就能产生光周期反应。

光的波长　影响植物开花的有效光是红光和远红光。试验证明,红光能抑制短日植物开花,促进长日植物开花;远红光则促进短日植物开花,抑制长日植物开花;红光和远红光的作用效果可以相互抵消,如果用红光和远红光交替照射植物,植物是否开花决定于最后一次照光的性质 (图 13-3) 。这是因为植物体内存在有一种红光和远红光的可逆系统,光敏素在其中起着调控作用。



R—红光;FR—远红光

图 13-3　照光质量对植物开花的影响

暗中断现象　短日植物实际上应该称为"长夜植物",它开花与否不决定于光期长度而决定于暗期长度。所以,在引起短日植物开花的暗期中间,即使用短暂的低强度闪光 (暗中断) ,就可以消除暗期的作用,短日植物便不能开花。这是因为短暂的闪光就相当于将短日植物暴露在长日照下,使开花受到阻碍。而对长日植物来说,决定其开花的是它的光照时间,这样恰好促进其开花 (图 13-4) 。

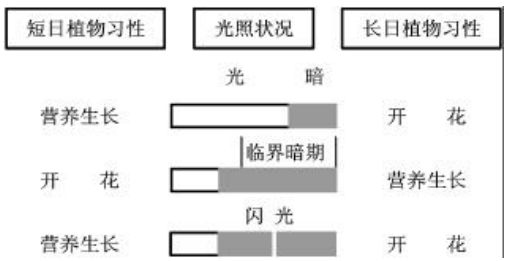


图 13-4　暗期中断对植物开花的影响

温度　低温可使长日植物在短日照下开花,短日植物在长日照下开花,这可能是因为低温引起植物发生春化作用的结果。

3 植物体内营养状况对开花的影响——碳氮比学说

克里勃斯（G Klebs）通过大量的试验证明，植物体内的营养状况（糖类和含氮化合物含量）可以影响植物的成花过程。随后，克劳斯（Kraus）和克拉比尔（Kragbill）也得出同样结论并提出用碳氮比（C/N）表示这种关系。C为糖类和在代谢过程中容易利用的无氮有机化合物，N为可利用的含氮化合物。当C占优势时，C/N比值增高，促进植株开花结实；当N占优势时，C/N比值降低，则促进营养生长。生产上可以通过调节植物的光合作用控制植物体内的含糖量，通过施用不同量的氮肥及合理灌溉控制植物体内含氮化合物的含量，人为调节植物的C/N比值，可以控制植物营养生长和生殖生长分别按需要的速度进行。

4 影响花器官性别分化的因素

植物在花芽分化过程中，同时进行着性别分化，不同的植物性别分化的结果是不同的。大多数高等植物花芽，在同一花内产生雌蕊和雄蕊，发育成雌雄同花；有的植物如银杏、杨树和柳树等在同一植株内的花，只形成雄蕊或雌蕊，称雌雄异株；还有一些植物如玉米、黄瓜和南瓜等在同一植株内同时存在雌、雄两种花，称雌雄同株。植物花性别的分化受环境条件和激素等诸多因素的影响。

光周期　一般来说，短日照促使短日植物多开雌花，长日植物多开雄花；长日照促使长日植物多开雌花，短日植物多开雄花。光周期对植物花性别分化的影响非常明显，如短日照能使玉米雄花序上形成雌花，并在雄花序的中央穗状花序上，发育成一个小的雌穗，只是没有苞叶。

温周期　温周期对一些植物的性别分化也产生明显的影响。黄瓜在凉爽的夜晚促进雄花的分化，而在温暖的夜晚则有利于产生雌花。

土壤营养状况　一般情况下，氮肥多，水分充足的土壤促进雌花分化；氮肥缺乏、水分不足的干燥土壤则促进雄花分化。

植物激素　植物激素和植物生长调节剂同样对植物花器官的性别分化产生明显的影响，但不同的激素种类产生的效应不同。生长素增加雌花数量，赤霉素增加雄花数量，细胞分裂素利于雌花发育，乙烯有利于雌花发育，三碘苯甲酸（TIBA）抑制雌花出现，马来酰肼（MH）抑制雌花出现，矮壮素（CCC）抑制雄花出现，一氧化碳（CO）增加雌花，伤害可使雄株转变为雌株。

5 春化作用和光周期现象在农业生产中的应用

了解植物花芽分化和开花所需要的条件之后，就可以根据生产需要，采取相应的栽培管理措施，人为地控制植物（作物）开花，使植物提前开花或延迟开花，以达到调节生长与发育的目的。

5-1　春化处理

萌动的种子通过低温春化处理后，就可加速花的诱导，促进植物提前开花和成熟。如春小麦经过低温处理后，可以提前成熟6～10天，这样就可以避开干热风的不良影响，从而提高了产量。

应用“闷麦法”通过低温处理的冬小麦于春季播种,可以照常开花结实。育种工作者还可以利用春化处理使之早熟而缩短生育期,在一年内就可以培育出3～4代的冬性作物,加速了育种进程。

5-2 引种

农业生产中,需要经常从外地引进优良品种,以实现高产的目的。保证优良品种引进成功,必须首先了解引进品种的光周期反应特性与当地的气候季节是否适应,否则就有可能因生育期太长而不能成熟,或者因生育期过短而降低产量。

我国地处北半球,低纬度地区(南方)没有长日照条件,高纬度地区(北方)短日照时期气温很低不适合植物生长。所以,在我国长日植物大多分布在北方,而短日植物大多分布在南方。因此,以种子作为收获物的作物引种时要特别要注意:短日作物南种北引生育期延长,应该引进早熟品种;北种南引生育期缩短,应引晚熟品种。长日作物南种北引生育期缩短,应引晚熟品种;北种南引生育期延长,应引早熟品种。

> 动脑筋
> 海南岛一大豆品种引至黑龙江地区栽培能否获得高产?

以收获营养器官为主的作物则可采取相反的措施。麻和烟草原产热带或亚热带,属于短日植物,这两种植物,我们只需要它们进行营养生长,南麻北种是获得高产的有效手段。

5-3 育种

育种工作中,常常要经过多代培育才能得到一个新品种。正常情况下一年只能生长一季(一代),如果能使花期提前,在一年中培育出二代或多代,这就缩短了育种周期,加速了育种进程。将冬小麦于苗期连续光照下进行春化,然后一直给予长日照条件,就可以使生育期缩短为60～80天,一年之内就可以繁殖4～6代。对于水稻苗期给予长日照,有利于幼苗生长健壮,然后在冬季自然短日照下生长,仍然可在温室内开花结实。

根据我国气候条件的特点,利用异地种植满足作物生长发育条件(主要是温度和日照),我国创造了南繁北育的方法,即可达到一年内繁育2～3代的目的。短日作物玉米、水稻等,冬季由北方到海南岛繁育;长日作物如小麦,冬季到云南繁育。这些都已在生产中得到了广泛的应用。

育种工作中,还经常能遇到父母本花期不遇的现象,利用人工控制温度和光照时间,就可以加速或延迟植物的开花,使花期相差很远的两个品种或两种作物,在同一时间开花,以便进行有性杂交,从而获得新的杂种。

5-4 维持营养生长

以收获营养体为主要目的的植物如短日植物甘蔗,其临界日长为10 h,在自然短日照期间,利用光间断暗期(午夜用瞬间的闪光加以处理)抑制植株开花,这样甘蔗植株可以继续维持营养生长状态而不开花,从而提高产量。

5-5 控制开花时期

人工手段控制光周期,可以促进或延长植物开花,在花卉生产上已经开始使用。菊花是短日植物,在自然条件下于秋季开花,为了达到特殊的观赏目的,利用人工缩短日照,只要设法给植物

完全遮光的条件就可达到目的，这样就可使菊花在六、七月，甚至在“五一”节就可开花。在人工气候室或培养箱内，可以人为地改变光暗周期，根据人们的意愿调节生育进程。

复习思考题

1　什么是春化作用？简要说明春化作用的条件。
2　什么叫光周期现象？简述各光周期类型植物的特点？
3　什么叫光周期诱导？作用植物什么部位？怎样促使成花？
4　总结归纳环境条件对花器性别形成的影响。
5　举例说明如何利用春化作用和植物光周期特点为农业服务。

植物中的闹钟

著名植物学家林奈，经过对植物的开花时间的多年研究之后发现，每种花开放的时间基本上是固定的：蛇麻花约在凌晨3点开，牵牛花约在4点开，野蔷薇约在5点开，芍药花约在7点开，半支莲约在10点开，鹅鸟花约在12点开，万寿菊约在下午3点开，紫茉莉约在下午5点开，烟草花约在傍晚6点开，丝瓜花约在晚上7点开，昙花约在晚上9点开。他把这些开花时间不同的花卉种在大花坛里，制成了一个“报时钟”。根据“报时钟”里种植在哪个位置的植物花开了，就可大致知道当时的时间。

在植物花期内，一天当中植物的开花时间大体是固定的。就一年来说，植物进入花期的月份也是大致不变的。有人把始花期月份不同的12种花卉编成歌谣：一月腊梅凌寒开，二月红梅香雪海，三月迎春报春来，四月牡丹又吐艳，五月芍药大又圆，六月桅子香又白，七月荷花满池开，八月凤仙染指盖，九月桂花吐芬芳，十月芙蓉千百态，十一月菊花放异彩，十二月品红顶寒来。如果把这12种花卉按一定顺序栽种，也可组成一个“报月钟”。

为什么各种植物都有自己特定的开花时间，而且固定不变呢？这是植物在长期的自然选择作用下形成的，以利于植物自己的生存。科学家研究发现，这种现象是由遗传基团控制的，代代相传就形成一种习性。

第二节　植物的生殖生理

繁殖是植物生活中一项重要的生命活动，植物的繁殖有营养繁殖，孢子繁殖和有性生殖三种方式。利用营养体的一部分产生新的个体的繁殖方式称营养繁殖，营养繁殖的物质基础是植物细胞全能性，我们熟知的扦插、压条、嫁接以及组织培养等技术就是植物营养繁殖特性在农业生产上的应用。利用孢子产生新个体的繁殖方式称孢子繁殖，也称无性繁殖，是大多数菌类、苔藓和蕨类植物的主要繁殖方式。植物产生雌雄配子（精子和卵细胞），二者结合形成合子，由合子发育成新的个体称有性生殖，这是高等植物的繁殖方式。由

此，我们将植物的根、茎、叶称为营养器官，花、果实和种子称为生殖器官，植物的生殖生理就是花、果实、种子产生新个体的过程。

1 开花与传粉

1-1 开花

当花中雄蕊的花粉粒和雌蕊子房中的胚囊（或二者之一）成熟之后，花萼和花冠即行开放，露出雄蕊和雌蕊，这种现象称为开花。不同植物的开花年龄、开花季节和花期长短各不相同，但都有一定的规律性。一般来说，绝大部分植物都是先叶后花，即先长叶后开花；一些植物是花叶同放的，如梨树和李子等；也有植物是先花后叶的，如杏、山桃、连翘和梅花等。一株植物中，从第一朵花开放到最后一朵花开毕所经历的时间称为开花期（花期）。

1-2 传粉

成熟的花粉粒借助外力传到雌蕊柱头上的过程称传粉。传粉是受精的前提，是被子植物有性生殖的重要环节。

1-2-1 花粉粒

花粉粒的构造与成分　花粉粒外面由两层壁包围。外壁表面光滑或有各种形状的突起和花纹（图13-5），由于外壁增厚不均匀，在没有外壁的地方形成萌发孔和萌发沟，花粉粒萌发时花粉管由此伸出；外壁的主要成分是纤维素、孢粉素、类胡萝卜素、类黄酮素和外壁活性蛋白质，该蛋白质与传粉后花粉粒和柱头间相互识别有关。内壁主要由纤维素、果胶质、半纤维素和蛋白质组成。

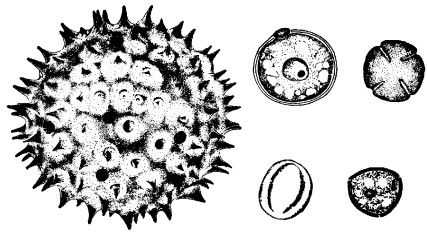


图13-5　花粉粒的各种形状

花粉的生活力和贮藏　为了杂交育种上的需要，常常要采集花粉并贮存备用。在自然条件下，各种植物花粉的生活力有很大的差异，梨、苹果的花粉生活力可保持70～210天，向日葵可保持一年，温度过高（>40℃）或过低，特别潮湿或特别干燥都会使花粉丧失生活力。一般来说，温度在1～5℃，相对湿度6%～40%条件下贮藏花粉效果最好。

花粉的萌发与生长　花粉成熟后遇到合适的条件即能萌发。在人工培养条件下，花粉萌发需要一定量的糖类（蔗糖）物质存在，为花粉萌发提供营养物质，蔗糖的浓度一般为10%，通常介于5%～25%之间；钙（Ca）、硼（B）、生长素和赤霉素的存在有利于花粉的萌发；花粉萌发的最适温度是20～30℃；花粉萌发常常表现出集体效应，即在一定面积内，花粉数量越多，萌发与生长效果越好。

> 动脑筋
> 能说出几个生产上花粉采集、处理、保存与使用的例子吗？

1-2-2 传粉方式

植物的传粉方式有两种，即自花传粉和异花传粉。

自花传粉　成熟的花粉粒传到同一朵花的柱头上，并能正常地受精结实的过程称自花传粉。生产上常把同株异花间和同品种异株间的传粉也认为是自花传粉。能进行自花传粉的植物称自花传粉植物，如水稻、小麦、棉花和桃等，豌豆和花生在花尚未开放，花蕾中的成熟花粉粒就直接在花粉囊中萌发形成花粉管，把精子送入胚囊中受精，这种传粉方式是典型的自花传粉，称闭花受精。

异花传粉　异花传粉是指一朵花的花粉传到另一朵花的柱头上并能正常结实的过程。进行异花传粉的植物称异花传粉植物，如玉米、瓜类、梨和苹果等植物。异花传粉必需借助一定的外力为媒介才能完成，借助风力传粉的称风媒植物（玉米、板栗、核桃），靠昆虫传粉的植物称虫媒植物（油菜、向日葵、瓜类），另外也有靠水和鸟传粉的植物。

异花传粉是一种进化的传粉方式（生活力高、适应性强），但往往受低温、久雨不晴、大风和雌雄蕊成熟期不同等诸多因素的影响；自花传粉是一种原始的传粉方式，是植物长期适应不具备异花传粉环境条件的结果；异花传粉植物在条件不具备时有自花传粉现象，自花传粉植物在一定条件下也能进行异花传粉。

2　受精作用

雌配子（卵细胞）和雄配子（精子）相互融合形成合子（受精卵）的过程称为受精。由于被子植物的卵细胞位于子房内胚珠的胚囊中，精子必须依靠花粉粒在柱头上萌发形成的花粉管的传送，经过花柱，进入胚囊，受精作用才能进行。

2-1　花粉粒萌发

花粉落到雌蕊柱头上后，吸水膨胀，内壁由萌发沟或萌发孔处外突并伸出外壁形成花粉管。同时外壁蛋白释放出来与柱头表面薄膜相结合通过特殊的反应进行细胞识别，如果花粉与柱头是亲和的，花粉管前端产生溶解柱头薄膜下角质层的酶，柱头角质层被溶解，花粉管穿过柱头而生长；如果二者不亲合，柱头的乳突即产生胼胝质，阻碍花粉的穿过（图13-6）。

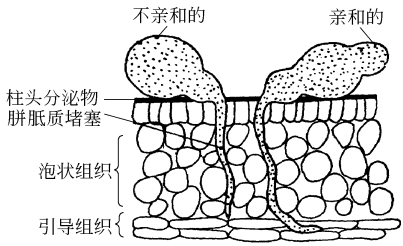


图13-6　柱头与花粉粒的识别过程

2-2　花粉管生长

花粉管形成后，花粉粒的内容物质包括精子全部进入花粉管并集中于花粉管前端，随着花粉管的生长逐渐向前移动。花粉管生长穿过柱头，伸入花柱；通过花柱，到达胚囊；经过珠孔，进入胚囊。

2-3　双受精作用

花粉管进入胚囊后，前端形成小孔，由于压力的作用使其内容物质连同精子一起喷入胚囊内，两个精子分别靠近中央细胞和卵细胞并相互融合，进入胚囊的两个精子分别与中央细胞和卵

细胞融合的现象称双受精作用(图13-7)。

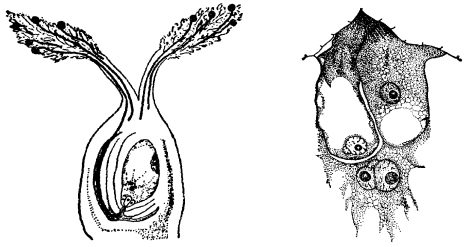


图13-7　花粉管生长与双受精作用

3　种子与果实的形成

双受精完成后,中央细胞与精子结合形成初生胚乳核,卵细胞与精子结合形成合子,经过短暂休眠,初生胚乳核发育形成胚乳,合子发育形成胚,珠被发育形成种皮,胚珠形成种子;子房壁发育形成果皮,子房发育形成果实。

3-1　种子成熟时的生理生化变化

种子成熟过程中,植物营养器官中的养分以蔗糖、氨基酸等可溶性物质的形式向种子运输,在种子中逐渐转化为不溶性的高分子化合物如淀粉、蛋白质和脂肪等贮藏起来。同时,种子逐渐脱水,原生质由溶胶状态转变为凝胶状态,趋向成熟。

3-1-1　种子成熟过程中淀粉的变化

淀粉种子成熟过程中,可溶性糖含量逐渐降低,而不溶性糖类的含量不断提高。对小麦和水稻种子的测验证明,伴随种子的成熟,胚乳中的蔗糖和葡萄糖、果糖等还原糖的含量迅速减少,而淀粉的含量迅速上升,试验表明增加的淀粉是由可溶性糖转化而合成的(图13-8)。

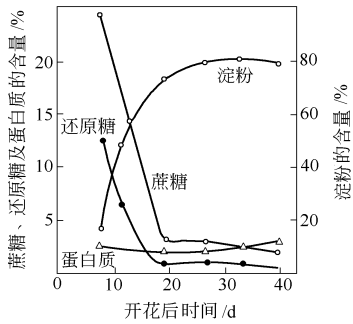


图13-8　种子成熟过程中各种糖含量变化(小麦)

与淀粉的形成有关的酶是淀粉磷酸化酶,种子成熟过程中,如果具备增强淀粉磷酸化酶活性的适宜条件,如pH、温度以及适当的磷酸含量,就能够促进淀粉的合成,从而降低种子中糖的浓度,增加淀粉含量。同时加速茎叶中的糖向穗部运输的速度,提高了籽粒的饱满度。淀粉的合成还与淀粉合成酶、D酶和Q酶的活性有关,特别是禾谷类种子中淀粉的合成是通过ADPG途径合成的。小麦和水稻种子成熟过程中,由几种酶同时参与了淀粉的合成。但一定品种在一定时期可能是某一种酶起主导作用。了解不同酶作用的条件,控制其活性,是促进淀粉的合成、提高作物产量的有效措施。

3-1-2　种子成熟过程中脂肪的变化

油料种子在成熟过程中,脂肪含量不断增加,而总含糖(葡萄糖,果糖和淀粉等)量则不断下降。油菜种子的试验表明,形成的脂肪是由糖类转化而来的。种子成熟初期所形成的脂肪中含有较多的游离脂肪酸,这些脂肪酸主要是饱和脂肪酸。随着种子的成熟,游离脂肪酸逐渐合成复杂的油脂,饱和脂肪酸逐渐转变为不饱和脂肪酸(图13-9)。

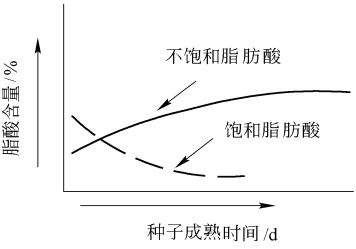


图13-9　种子成熟过程中脂肪含量变化(林麻)

3-1-3　种子成熟过程中蛋白质的变化

豆科植物的种子和一些淀粉类如小麦、玉米等的种子

中蛋白质的含量较多。种子中的蛋白质是叶片和其他营养器官中的氮素，以氨基酸或酰胺的形式运输到种子中后再合成贮藏蛋白。小麦籽粒的氮素总量，以乳熟初期到完熟期变化较小。但随着成熟度的提高，非蛋白氮不断下降，而蛋白氮的含量则不断增加，这说明蛋白质是由非蛋白氮化合物转变而来的。豆科植物的种子在成熟过程中，先在荚中合成蛋白质，成为暂时的贮藏蛋白，然后氮以酰胺态被运输到种子中转变为氨基酸，再由氨基酸合成蛋白质（图 13-10）。

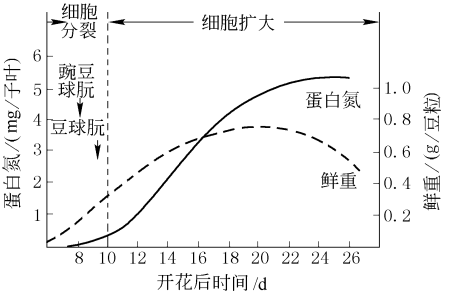


图 13-10　种子成熟与蛋白质变化

3-1-4　种子形成过程中激素的变化

种子成熟过程中，内源激素也在不断发生变化。小麦种子成熟过程中内源激素最高含量次第出现，可能与它们的生理作用有关。首先出现的是细胞分裂素，可能调节建成籽粒的细胞分裂过程，然后是赤霉素和生长素，可能调节有机物向籽粒的运输和积累。此外，籽粒成熟期间脱落酸大量增加，可能和籽粒生长后期的成熟与休眠有关（图 13-11）。

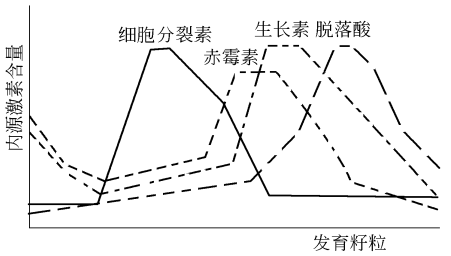


图 13-11　种子成熟与激素变化（小麦）

3-1-5　种子成熟过程中呼吸速率的变化

种子成熟过程也是有机物的合成过程，需要消耗能量，所以有机物的积累（干重的增加）和种子的呼吸速率有密切的关系，干物质积累迅速，呼吸速率也旺盛，种子接近成熟，呼吸速率则逐渐降低。

总之，伴随种子逐渐成熟，可溶性糖转化为不溶性糖，非蛋白质氮转变为蛋白质，糖类转化为脂肪，内源激素不断变化。种子中干物质积累迅速，呼吸速率旺盛。种子接近成熟时，呼吸速率逐渐降低。总的趋向是含水量逐渐降低，干物质不断增加。

3-2　肉质果实成熟时的生理生化变化

肉质果实发育过程中，除形态发生变化外，果实的颜色与化学成分也发生相应的变化。未成熟的果实是绿颜色的，且质地硬，没有甜味与香味，有涩味。成熟后的果实，呈现出品种固有的色泽，柔软香甜。这是果实在成熟过程中发生了一系列生理生化变化的结果。

3-2-1　物质含量的变化

糖类转化　果实在成熟初期，由叶片中运来的糖类，首先以淀粉的形式贮存在果肉细胞中，此时的果实既生硬又无甜味。随着果实的发育成熟，伴随 α-淀粉酶的活性不断增加，将淀粉水解为可溶性糖，果实逐渐变甜。

果胶分解　果实在未成熟时是硬的，其主要原因在于初生细胞壁中沉积了不溶于水的原果胶。果实成熟过程中，原果胶酶和果胶酶活性显著增强，从而将原果胶分解为可溶性的果胶、果胶酸和半乳精醛酸。这时果肉中的可溶性果胶类物质含量增加，果肉细胞即相互分离，果肉

变软。

有机酸减少　未成熟的果实，在果肉细胞的液泡内积累了很多如苹果酸、柠檬酸、酒石酸等有机酸，因而果实具有酸味。随着果实成熟，一部分有机酸转变为糖，另一些有机酸被呼吸氧化分解成 CO_2 和 H_2O，还有一部分有机酸被 K^+、Ca^{2+} 所中和生成盐。结果是有机酸含量降低，酸味下降，甜味增加。

单宁物氧化　未成熟的柿子、李子等果实有涩味，是由于细胞液内含有单宁的原因。果实成熟时，单宁被过氧化物酶氧化成无涩味的过氧化物或凝结成不溶性的物质，从而使涩味消失。

芳香物产生　果实成熟时，产生一些具有香味的物质。这些物质主要是脂肪族和芳香族的酯，另外还有一些特殊的醛类。如香蕉的特殊香味是乙酸戊酯，橘子中的香味是柠檬醛。

色素类变化　某些果实在成熟时，果皮颜色由绿逐渐转变为黄色、红色或橙色。主要是由于叶绿素逐渐被破坏而失去绿色，而使类胡萝卜素的颜色显现出来，同时由于形成花色素苷而呈现红色。光直接影响花色素苷的合成，因此果实的向阳面总是着色特别好。

> 动脑筋
> 苹果、葡萄生产经常采取果实套袋技术，能说明其中的道理吗？

乙烯的合成　果实成熟过程中，还产生乙烯气体。乙烯是果肉组织内部进行无氧呼吸的产物。试验证明，果实成熟时乙烯释放量迅速增加，乙烯含量的增加，提高了果皮的透性，加速了内部氧化过程，促进果肉细胞中淀粉酶及果胶酶的活动，因而加速了果实的成熟过程。

3-2-2　呼吸强度的变化

随着果实发育至成熟，其呼吸强度也不断发生变化。果实将要成熟之前，呼吸强度明显降低，然后急剧升高。呼吸强度急剧升高的峰值称为呼吸高峰（图 13-12），随后呼吸强度又下降。大量的试验已经证明，果实成熟之所以出现呼吸峰是由于果实中产生乙烯的结果。果实呼吸高峰的出现标志着果实完全成熟达到可食程度，这样的果实不能长期贮藏。生产实践中可以通过调节呼吸峰的出现，以诱导或推迟果实的成熟。为了保证安全贮藏，苹果、梨、番茄、香蕉等果实都是在呼吸峰出现之前进行采收，并采取措施推迟呼吸峰的出现，延长贮藏时间，以适应并调节市场的供应。

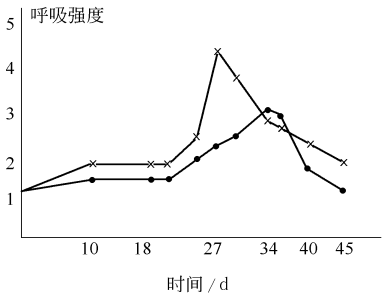


图 13-12　果实成熟与呼吸高峰（苹果）

3-3　环境条件对种子和果实成熟的影响

植物的生长发育受环境条件的影响，温度、湿度等气候条件的变化对种子、果实的成熟和化学成分的改变均有显著的影响。

3-3-1　环境条件对种子成熟的影响

种子成熟的最大危害是干燥与热风（干热风），我国河西走廊的小麦，常常因为遭受到干热风的侵袭而减产。种子的成熟过程实际上就是一个有机物质由叶片（代谢源）向种子（代谢库）运输的过程，植物体内的有机物质是溶解在水中、以水溶液的形式、借助于水的流动而完成运输过程的。正在成熟的籽粒中，合成酶活性占优势，有机物质才能在其中积累。干热风首先引起干旱缺

水，叶片萎蔫，光合作用降低，有机物合成受阻，向籽粒运输与分配减少；同时，细胞中合成酶活性降低，水解酶活性增强，不利于合成物质的积累，可溶性糖类不能及时转变为淀粉。干热风侵袭的结果造成籽粒空瘪，产量大减。这种由于干燥与热风，引起种子灌浆不足，从而降低了产量的现象称风旱不实现象。试验中发现，蛋白质的积累过程受干热风的阻碍较淀粉小，因此风旱不实的种子中蛋白质的含量相对较高。

干旱地区，特别是轻度盐碱化地带，由于土壤溶液渗透势高，植物吸水困难，即使在风调雨顺的年份，籽粒的发育成熟过程也经常是在灌浆极为困难的情况下进行的，所以籽粒中淀粉含量一般少于其他地区，而蛋白质的相对含量较高。我国北方干燥，降雨量及土壤水分比南方少，所以北方小麦蛋白质含量比南方显著增高。

油料种子的含油量和油脂品质受温度的影响很大。南京、济南和吉林省公主岭的大豆含油量分别为 16.14%、19%和 19.6%，这说明适当低温有利于成熟种子对油脂的积累。在油脂品质上，温度较低而昼夜温差较大时，有利于不饱和脂肪酸的形成。在相反的情况下，则有利于饱和脂肪酸的形成。所以，最好的干性油是从纬度较高或海拔较高的地区的油料种子中得到的。

营养条件对种子的化学成分也有明显的影响。对淀粉种子来说，氮肥能加速蛋白质的合成，钾肥能促进糖类由叶片或茎秆运向籽粒或其他贮藏器官（如块茎、块根）并加速其向淀粉转化的过程。对油料种子而言，磷肥和钾肥对脂肪的形成和积累均有良好的影响。如果氮肥过多，就使植物体内大部分糖类和氮化合物结合成蛋白质，而糖分少了，又影响到脂肪的合成，导致种子中脂肪含量的降低。

3-3-2　环境条件对肉质果实成熟的影响

影响肉质果实成熟的主要环境因素是温度和湿度。在夏凉多雨的条件下，果实中有机酸较多，而糖的含量则相对减少；在阳光充足、气温较高及昼夜温差较大的条件下，果实中含酸少而糖分较多，甚至同一棵树上的果实，树冠外围枝条向阳处结的果实最甜，着色也较好。新疆吐鲁番的哈密瓜和葡萄特别甜，就是由于当地的阳光充足、气温较高及昼夜温差大的结果。因为较高的温度、充足的阳光有利于光合作用，增加了糖的含量，同时也有利于花色素的形成。

温度和气体成分对果实的成熟也会产生很大的影响。适当降低环境温度和氧的浓度（提高 CO_2 浓度或充氮气），都可以延迟果实呼吸高峰的出现，以延迟果实成熟，从而延长贮藏期。而提高温度和氧浓度，或施用乙烯则可以促进“呼吸高峰”提前出现，加速果实成熟，人工催熟已普遍应用于生产实践中。我国一些传统的技术，如用温水浸泡柿子使之脱涩，熏烟使香蕉提早成熟等直到现在仍在某些地方采用。近年来采用乙烯（或乙烯利）催熟，已经给番茄、柿子和香蕉生产带来了巨大的经济效益。乙烯利催熟棉花还可使一部分霜后花变为霜前花，使吐絮集中，提早收获，从而提高了产量和质量。

复习思考题

1　什么叫繁殖？简述繁殖的种类和特点。
2　什么叫双受精作用？归纳双受精的过程和特点？
3　种子成熟过程中发生哪些生理生化变化？有什么特点？
4　说明肉质果实成熟由绿、硬、涩变红、软、甜、香的原因。
5　什么叫风旱不实？干热风是如何影响种子作物产量的？

第三节 植物的衰老与脱落

由于植物本身和外界因素的影响,组织细胞结构破坏,功能丧失,营养物质转移而导致某一器官乃至整个植株死亡和脱落的一系列恶化过程称为衰老。衰老是植物生活的一种适应机制,脱落是植物器官脱离母体掉落下来的现象,衰老是脱落的原因,脱落是衰老的结果。生长素、赤霉素和细胞分裂素能抑制衰老与脱落,而乙烯和脱落酸则促进衰老与脱落。

1 植物的衰老

植物和它的各个部分在生长发育过程中最后逐渐进入衰老阶段,叶和果实衰老比较明显的特征是脱落。

植物的衰老是一个器官或整个植株的生命功能逐渐衰退并走向死亡的过程。无论是整株植物、植物的某一器官、植物的局部组织都可以在不同时期表现出衰老的现象。衰老可以发生在整株植物的水平上,也可以发生在器官和细胞水平上。一年生植物和二年生植物在开花结实后,整个植株即进入衰老状态,最后死亡;多年生草本植物,地上部分每年死亡,而根系可继续生存;多年生木本植物的茎和根可生活多年,但是叶和果实每年都要衰老脱落。输导组织的木质部导管、管胞或厚壁组织在植物旺盛生长时期,就已经衰老死亡。

1-1 衰老的生理生化变化

对植物来说,衰老不仅仅是生命过程的减弱,而是有着严格顺序的过程。在这个过程中,发生着极为显著的生理生化变化。

植物衰老时蛋白质含量明显降低。原因可能有两种,一是蛋白质合成能力下降,另一是蛋白质分解加快,或两者同时进行。这两种途径又不易区别,因为合成蛋白质的同时,蛋白质的降解也不断发生,实际上蛋白质的合成与分解过程是在不断地交替进行。

植物衰老时光合速率下降。在电子显微镜下可以看到,当叶片衰老时叶绿体结构被破坏,叶绿体的基质解体,类囊体膨胀、裂解,嗜锇体的数目增多、体积加大,于是叶绿素含量迅速下降,光合电子传递和光合磷酸化过程受到障碍,从而导致光合速率明显下降。

在叶片衰老过程中,呼吸速率在衰老的前期还能维持一个稳定的水平,而在衰老末期,呼吸速率迅速下降。而离体叶片在整个衰老过程中呼吸商与正常呼吸时不同,这说明衰老时的呼吸底物有了改变,试验证明这时它利用的不是糖,而是叶片衰老时由蛋白质分解产生的氨基酸。此外,衰老时呼吸作用的氧化磷酸化逐渐解偶联,产生 ATP 量也减少,致使细胞内合成过程所需的能量不足,更进一步加速了衰老的进程。

叶片衰老过程中,细胞内部各种结构都发生破坏,最后质膜也破坏,于是细胞内部的物质大量外流,细胞本身解体。

1-2　衰老的内部原因

德国莫利斯提出，衰老是由营养缺乏引起的。植物各部分在生长发育过程中互相争夺营养，果实和根、茎生长点是吸引营养物质较强的器官（顶端优势），而较老的器官就处于缺乏营养的状态。如果将果实或生长顶端摘去，即可推迟植物其他部分的衰老。这是因为生长的果实和根、茎顶端可以产生生长素，促使有机营养物质向生长点运输。但雌雄异株植物的雄株尽管不开花结实，也和雌株一样要衰老。另外，即使大量施肥也不能阻止已经开花结实的一年生植物衰老、死亡。

如果正在衰老的离体叶片开始生根，即可复壮，可能是根产生某种物质运到叶中，阻止了叶的衰老。试验证明，正在衰老的叶片施用细胞分裂素可以复壮，而且植物的根确能产生细胞分裂素。所以，从根运出的抗衰老激素，事实上就是细胞分裂素一类的物质。细胞分裂素抗衰老的机制还正处于研究当中，有人将一滴细胞分裂素滴于叶面，发现周围的有机物和无机营养即被活化，而且向处理区移动。这是因为细胞分裂素能诱导细胞分裂，并提高多种代谢过程，包括蛋白质，RNA 和 DNA 的合成。代谢活动旺盛的细胞常产生生长素，因此能调运营养物质向那里运输。但是，在来自根系的细胞分裂素供应相同的情况下，同一株植物上的较老叶片表现衰老，这可能是因为较年青的和正在生长的组织产生较多的生长素，使营养物质和细胞分裂素更多地运向这些部位，从而引起较老叶片处于缺乏营养和细胞分裂素的状态而逐渐衰老。

1-3　衰老的控制

光照能延缓植物衰老，其中红光能阻止蛋白质和叶绿素含量的减少，远红光照射则能消除红光的阻止作用，因而光照延缓衰老是光敏素在衰老过程中起着光控制作用。植物激素能有效地调控衰老，生长素、赤霉素和细胞分裂素等能延缓叶片衰老，而脱落酸和乙烯则促进叶片衰老。试验证明，叶片衰老是由内源激素所控制的，多年生木本植物在秋天短日照条件下，生长素和赤霉素含量减少，脱落酸含量增多，叶片就衰老。干旱时叶片中脱落酸含量增加，叶片容易衰老甚至死亡。

2　植物的脱落

老叶与成熟果实的脱落，是器官衰老的自然特征。营养失调、干旱和病虫害等可使器官在尚未长成时就提早脱落。果树的落花、落果，棉花的蕾铃脱落，大豆的落花、落荚等，都会给农业生产带来损失。因此，有效的控制衰老，是保证作物产量的途径之一。

2-1　器官脱落与离层形成

植物器官的脱落与器官内部形成离层有关。叶片脱落前，接近叶柄基部一段区域中的细胞，经分裂而形成几层薄壁细胞，这些细胞在叶片达到最大面积之前已经形成，但并不发生变化而维持现状。离层的作用在于脱落时不损伤原来的组织，同时还可保护新产生的组织，使伤口免受干燥和微生物的侵害。离层的薄壁细胞比周围的细胞要小，具有较多淀粉粒和浓厚的细胞质。落叶前，离层细胞胞间层和纤维素的细胞壁分解，甚至整个细胞和邻近细胞内含物都消失。这时，

叶柄只靠维管束与枝条连接,在重力作用下或风的压力下,维管束折断造成叶片脱落。一般情况下,叶片在形成离层之后才脱落(图13-13)。

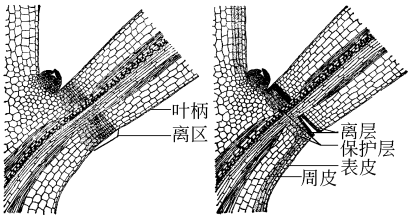


图13-13　叶片离层的形成

2-2　影响脱落的因素

脱落是衰老的结果,控制衰老才能有效控制脱落,影响衰老的因素同时也影响植物器官的脱落。

2-2-1　影响叶片脱落的因素

植物激素　生长素含量与分布和植物叶片的脱落有密切的关系。试验证明,当离层远轴端生长素浓度较近轴端的浓度高时,叶片不脱落;当二者的浓度差很小或不存在时,叶片就脱落;当离层远轴端生长素浓度较近轴端的浓度低时,就加速叶片的脱落。植株正常生长,叶片不断产生生长素,使远轴端的生长素浓度高于近轴端,营养物质供应充足,叶片健壮生长而不脱落。叶片衰老时,叶片中产生生长素量减少,使远轴端生长素浓度等于或低于近轴端,叶片脱落。

脱落酸也可促使叶片脱落。秋天的短日照是引起落叶的信号,因为短日照促使树木产生脱落酸而提高了叶片中脱落酸的含量。在生长中的叶片脱落酸含量极微,只有在衰老的叶片中才含有大量的脱落酸,所以叶片衰老即将脱落。

乙烯对叶片的脱落也有明显的促进作用。乙烯一方面加速叶片的衰老过程,另一方面能诱导离层中果胶酶和纤维素酶的合成,加速离区细胞的溶解。

细胞分裂素能延缓叶片衰老,但秋季由根系运往叶片的细胞分裂素供应减少,减少叶片营养物质的供应而导致叶片的衰老。

叶片脱落是叶片中生长素、脱落酸、乙烯和细胞分裂素等诸多因素共同作用的结果。

植物营养　糖类、氮素和无机养分的供应也是影响植物脱落的原因。糖类的缺乏会导致叶片、花和果实的脱落。增加糖类的积累,同时避免氮素过量,供给适当的水分,加强光照,就能防止提早脱落。无机养分中钙的缺乏会引起某些植物落叶,因为钙能阻碍细胞壁胞间层中原果胶酸钙的形成。锌的缺乏也能促进落叶,因为锌是生长素合成所必需的。

2-2-2　影响花和果实脱落的因素

与叶片脱落相类似,影响花和果实脱落的主要因素也是激素和营养。

受精是种子和果实发育的必要条件,如果不受精,花开后便要脱落。所以凡能影响受精的条件都能影响花、果脱落。苹果开花时遇雨,开花后几天就大量落花,从而使产量降低,其原因就是因为阴雨天气影响受精之故。受精后的子房、胚或胚乳会产生一些激素,促进子房生长并发育成果实,这种现象肉质果实的发育比较典型。含种子较多的果实,往往比含种子较少的果实长得大些。如果由于某些原因使果实中一部分种子没有发育,果实在这部分的生长也减弱,这就是畸形果形成的主要原因。

激素对果实的作用除了它能够促进子房的生长发育外,还能抑制离层的形成,使花、幼果不易脱落,所以果实中的种子如果能继续发育,果实也不易脱落。而在果实发育的后期,其中的脱落酸和乙烯含量增加,导致果实脱落,这是一种正常的脱落。

果实和种子形成需要有大量营养物质供应,营养不良,果实的发育就受到影响,甚至脱落,一般

的落果主要是由于营养失调所引起的。棉花的试验表明,幼铃中含糖量在开花后迅速增加的,就能正常的生长发育,如果因去叶、遮光而致使含糖量下降的,使很快脱落。未受精的幼铃,含糖量也少,也要脱落。肥水不足,植物生长不良,叶面积小,光合能力较弱,光合产物较少,不能满足大量花果生长的需要,是作物营养不良的原因之一。但如果水分和氮肥过多,营养生长过旺,光合产物大量消耗于枝叶生长方面,使花、果得不到足够的营养,也会导致果实种子营养不良而造成脱落。

干旱、高温、光线不足、病虫等所引起的落果,也是因为这些因素影响了植物的营养之故。可见营养是促进果实和种子发育的主要条件,而营养失调则是引起落花落果的主要原因。要防止落花落果,就需要改善植物的营养条件,这是农业生产管理的主要内容。

2-3　脱落的控制

植物激素能有效地控制脱落。低浓度的生长素(IAA)促进脱落,而高浓度的生长素(IAA)则抑制脱落。赤霉素能抑制脱落,而脱落酸和乙烯能促进脱落。为防止和减少棉铃脱落,可在棉花结铃盛期用 20 mg/kg 的赤霉素喷洒,用 20 mg/kg 的 2,4-D 喷洒柑橘,均可防止脱落,提高坐果率。为了促进脱落,则可喷洒乙烯利促进老叶脱落,使棉田通风透光。喷洒 40 mg/kg 的萘乙酸钠可使梨树和苹果树进行疏花、疏果,避免坐果过多使果实品质变劣。

复习思考题

1　什么叫衰老?植物衰老时体内发生哪些生理变化?
2　什么叫脱落?植物器官脱落时体内发生哪些生理变化?
3　什么原因引起植物衰老?如何控制衰老?
4　什么原因引起植物脱落?如何控制脱落?
5　你怎样认识植物的衰老与脱落?

本章小结

生殖器官的分化是植物生殖生长的开始,花器官的分化包括两个过程:一个过程是花诱导,这个过程决定花芽分化的可能性,第二个过程是花器官本身的形成,这个过程决定花器官的数量和质量。低温和光周期是花诱导的主要外界条件。低温促使植物开花的作用称春化作用,春化作用进行的时期,一般在种子萌发或植株生长时期。接受低温的部位是茎的生长点或其他具有细胞分裂的组织。每天昼夜长短影响植物开花的现象称光周期现象,根据植物对光周期的反应可把植物分成短日植物、长日植物和日中性植物三种类型。植物感受光周期的部分是叶片。春化和光周期诱导都能产生开花刺激物并传导至茎尖生长点引起花芽分化。营养状况和环境条件都能影响植物的开花。开花是植物性成熟的标志,开花、传粉、双受精作用,胚珠发育成种子,子房发育成果实,完成生殖生长过程。

衰老是指植物的一个器官或整个植株的生命功能逐渐衰退并走向死亡的过程,脱落是指衰老的叶片从植物体上掉落下来的现象,衰老是脱落的原因,脱落的衰老的结果,衰老和脱落是植物正常的生理机能,对植物避开恶劣环境和各族延续具有积极的意义。

胎生植物

动物两性交配,怀胎生仔,延续后代是常见的事情。如果说植物也有胎生的,似乎有些不可思议。植物的一生,从种子萌发开始,由幼苗到成株完成营养生长过程。生理发育成熟的植株开花、传粉、受精,形成新的果实和种子。高等植物繁衍后代的主要方式是通过种子来完成的,但在自然界里,确实有许多胎生的植物,沿海地区的红树就是其中之一。红树的枝条上常挂着一条条长形的木棒一样的东西,它既不是枝条,也不是果实,而是母树结果后,果实还未落地,就又开始在树上萌芽而长成的幼苗,因而人们叫它胎生树。这种幼苗在母树上长到一定时期,就脱离母树,落入海边淤泥中,不久就能生根,长成一株小树。如果没有机会扎入泥中,它就随流水漂流到他乡,有机会就安营扎寨,定居下来,形成植株。

主要参考文献

1 宋连启. 农业植物与栽培生理. 北京:中国农业出版社. 2000
2 吴国宜. 植物生产与环境. 北京:中国农业出版社. 2001
3 郑莉荔. 植物与植物生理学. 北京:农业出版社. 1992
4 林崇德. 中国少年儿童百科全书. 杭州:浙江教育出版社. 1994
5 李扬汉. 植物学. 上海:上海科学技术出版社. 1987
6 韩锦峰. 植物生理生化. 北京:高等教育出版社. 1991
7 江苏农学院. 植物生理学. 北京:农业出版社. 1984
8 张宪政. 植物生理学. 长春:吉林科学技术出版社. 1996
9 山西农业大学. 土壤学. 北京:农业出版社. 1990
10 徐秀华. 土壤环境和植物营养施肥. 北京:地震出版社. 1999
11 北京农业大学. 农业气象. 北京:农业出版社. 1987
12 人民教育出版社生物室. 生物. 北京:人民教育出版社. 2002
13 生昌义. 动植物之谜. 呼和浩特:远方出版社. 2001
14 马勋. 植物世界奇观. 西安:陕西少年儿童出版社. 1984